АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIX

5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 29 (1944) № 5

СОДЕРЖАНИЕ

Journal Botanique de L'URSS Tome 29 (1944) № 5

SOMMAIRE

Адрес редакции

Москва, Моховая ул., 9, корпус 8, Московское общество испытателей природы, Редакция Ботанического журнала СССР

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР
JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIX

5

И З Д А Т Е Л Ь С Т В О   А К А Д Е М И И   Н А У К   С С С Р
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. *В. Л. КОМАРОВ*, *Л. И. КУРСАНОВ*,
С. Ю. ЛИПШИЦ, акад. *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ*,
Е. И. ШТЕЙНБЕРГ

Настоящий номер
БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА СССР
посвящается
Президенту Академии Наук СССР, Президенту Государственного Ботанического общества и ответственному редактору журнала академику
ВЛАДИМИРУ ЛЕОНТЬЕВИЧУ КОМАРОВУ
по случаю 75-летия со дня его рождения



В. Л. КОМАРОВ

СЕМИДЕСЯТИПЯТИЛЕТИЕ В. Л. КОМАРОВА

14 октября 1944 года исполняется 75 лет со дня рождения Президента Академии Наук СССР, Президента Русского Ботанического общества и ответственного редактора Ботанического журнала СССР — академика Владимира Леонтьевича Комарова.

Тесные узы связывают Владимира Леонтьевича Комарова со славной плеядой выдающихся русских ботаников-общественников, горячих патриотов своей Родины, деятельность которых развернулась во второй половине XIX и начале XX вв. Из них следует отметить учителя Владимира Леонтьевича — Андрея Николаевича Бекетова, вся научная и общественная деятельность которого, по словам одного из его биографов, была направлена на то, чтобы дать русскому народу «света, больше света»; Ивана Парфентьевича Бородина, организатора Русского Ботанического общества, долголетнего его президента и редактора нашего журнала; Климентия Аркадьевича Тимирязева, светлый облик которого жив в наших сердцах, и многих других, имена которых записаны золотыми буквами в анналах русской — советской ботаники и составляют ее гордость и славу.

Здесь не место перечислять все выдающиеся заслуги В. Л. Комарова перед советской наукой и в частности ботаникой. Лишь отдельные наиболее яркие моменты в жизни и деятельности славного руководителя ботанической науки в СССР нельзя не упомянуть.

1. В. Л. Комаров является одним из основателей плодотворного метода современной филогенетической систематики растений — географо-морфологического метода. В ряде классических произведений, например в многотомных «Флоре Манчжурии», «Введении к флорам Китая и Монголии», «Флоре Камчатки», этот метод нашел свое теоретическое обоснование и блестяще оправдал себя. В. Л. Комаров явился инициатором и руководителем капитальной сводки «Флора СССР».

В. Л. Комарову принадлежит развитие в ботанике учения о расе, как о реальной видовой единице, установление понятия «серия» и других основных элементов повседневной работы систематика растений.

2. В. Л. Комаров лично изучил интереснейшие по флоре и растительности отдаленные территории Союза — Дальний Восток, Камчатку, частично Среднюю Азию и примыкающую к нашей стране Манчжурию, вывез огромной ценности ботанические материалы из всех экспедиций, обработал их и подарил ботаническому миру ряд классических произведений, доныне являющихся настольными справочниками каждого ботаника.

3. В. Л. Комаров в своей научной деятельности не является узким специалистом. Его внимание уже с юношеских лет привлекала эволюционная теория и в частности теория Дарвина. Теоретическая разработка ее, а также изучение истории биологии и биографии ряда ее деятелей служили и служат непрерывными темами в работах В. Л. Комарова. Взгляды В. Л. на вид и видообразование суммированы в книге «Учение о виде у растений» (1940), удостоенной Сталинской премии.

4. Растительный покров, как производительная сила природы, флора Союза ССР, как богатейший источник удовлетворения нужд человека, промышленности и сельского хозяйства, культурные растения — все время находятся в орбите внимания В. Л. Комарова.

5. Велики заслуги В. Л. как педагога и популяризатора науки. За многолетний период педагогической деятельности его в Ленинградском университете и в ряде других высших учебных заведений Ленинграда, а также в Ботаническом институте АН СССР им воспитана значительная плеяда ботаников и деятелей культуры. Лекции Владимира Леонтьевича всегда отличались свежестью и обилием материала, ясностью изложения, сопровождались прекрасными демонстрациями, хорошо поставленными практическими занятиями, были пронизаны передовыми идеями. Огромную роль в распространении ботанических идей и воспитании кадров сыграли также учебники, написанные Владимиром Леонтьевичем, из которых можно отметить оригинальный «Практический курс ботаники», вышедший в двух частях, и др.

Популяризаторская работа В. Л. Комарова выразилась в многочисленных блестящих по форме и содержанию публикациях, напечатанных в лучших естественно-исторических журналах нашей страны, в вводных статьях, а также комментариях к ряду основных произведений естественно-исторической мысли (сочинения Дарвина, Тимирязева) и многих других изданиях.

6. Весьма велики заслуги В. Л. Комарова как руководителя Академии Наук СССР — этого основного штаба советской науки и ее многочисленных институтов.

Отметим, что по инициативе В. Л. Комарова были созданы научные центры во многих отдаленных национальных республиках и краях нашей Родины. Эти вновь созданные филиалы и базы Академии Наук СССР (некоторые из них превратились впоследствии в национальные Академии Наук) выросли в мощные очаги советской науки и культуры на далеких окраинах и весьма способствовали блестящему расцвету науки в национальных республиках, воспитанию местных кадров, изучению в широком естественно-историческом плане мало известных территорий Советского Союза.

7. Как подлинный патриот нашей страны, с начала Великой отечественной войны советского народа с озверелым немецким фашизмом В. Л. Комаров возглавил большую работу по мобилизации советской науки для нужд фронта и тыла. Как известно, эта деятельность Комиссии по мобилизации ресурсов Урала, Сибири и Казахстана была оценена нашим Правительством присуждением В. Л. Комарову и его ближайшим сотрудникам Сталинской премии.

Таковы отдельные черты научной и общественной деятельности В. Л. Комарова. Пожелаем ему от всего сердца здоровья, сил и бодрости для возглавления на долгие годы советской науки, и в частности ботаники, великой Сталинской эпохи.

Редакция

TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 5

В. В. АЛЕХИН

СТЕПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ В БАССЕЙНАХ РЕК СКНИГИ И БЕЗПУТЫ

(На северо-западе Тульской области)

(Получено 16. VI. 1944)

Уже около 75 лет так называемая «окская» флора на самом юге Московской области служит предметом исследований московских ботаников, но тем не менее нельзя сказать, чтобы она была изучена в полной мере и прежде всего в смысле полевых исследований. Особенно плохо изучен вопрос о связи между флорой и растительностью береговой полосы р. Оки и более южными степными пространствами. Данные П. А. Смирнова, основанные на результатах работ Московской геоботанической экспедиции [1], дали почти отрицательный ответ относительно предполагаемой степной растительности северной полосы Тульской области. Однако через несколько лет А. В. Кожевников [2] в своих интересных исследованиях привел целый ряд фактов противоположного характера.

Район моих исследований был расположен непосредственно к западу и югу от района, осмотренного А. В. Кожевниковым, а именно: мною были обследованы все течение р. Скниги и верховья р. Безпуты. Работа была произведена в 1931, 1932 и 1933 гг., причем в экскурсиях принимали участие М. Е. Сахаров, А. П. Шиманюк и в особенности А. Г. Гиллер, с которым я проделал основные маршруты.

Направляясь в 1931 г., по ходу работ Московской геоботанической экспедиции, в Тульские Засеки, я несколько дней экскурсировал в районе ст. Свинская Моск.-Курской ж. д. (к югу от г. Серпухова, за р. Окой) и здесь, по указанию Е. В. Сахаровой, посетил склоны по р. Скниге, где, по ее словам, было много интересных растений, что и действительно было мною обнаружено. Это обстоятельство, в связи с находками А. В. Кожевникова, послужило поводом для более подробных исследований в последующее время. В этом уголке правобережья р. Оки, в ее излучине, встречается ель, имея здесь свою южную границу; с другой стороны, здесь мы имеем обширные сосновые леса, дубравы по склонам и, как обнаружилось, довольно многочисленные степные элементы.

В данной статье я остановлюсь главным образом на степной растительности осмотренного района, лесная растительность будет предметом особой статьи.

В районе ст. Свинская наибольшее количество степных элементов мы находим по южным склонам р. Скниги (правый берег) под дер. Романово. Эти склоны тянутся вдоль реки на расстоянии до 1½ км и

[1] П. А. Смирнов, Геоботанические исследования в Серпуховском и Каширском уездах Московской губ. в 1925 г. (рукопись).

[2] А. В. Кожевников, Степные элементы и дубравы в районе р. Безпуты, Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, отд. биол., т. XLI, 1933.

ТАБЛИЦА 1

	Площадки			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
1. Злаки				
Agrostis Syreistschikowii	cop.^{2}	cop.	—	—
Anthoxanthum odoratum	—	sol.	—	—
Bromus inermis	—	—	cop.^{1}	sol.
Festuca pratensis	—	—	—	—
F. rubra	sp.	sp.	—	—
Phleum phleoides	sp.	—	sol.	un,
Poa angustifolia	sp.	sp.	cop.^{1}	cop.
P. compressa	—	—	sol.	—
2. Осоковые				
Carex ruthenica	cop.^{1}	sp.	sol.	cop.^{1}
Luzula campestris	—	sp.	—	—
3. Бобовые				
Coronilla varia	—	—	sp. cop.^{1}	cop.
Lotus corniculatus	sp.	sol.	sp.	—
Medicago falcata	3—4	—	sp.	sp.
Trifolium montanum	cop.^{3}	cop.^{1}	sp.	cop.^{1}
T. pratense	sol.	sp. cop.	cop.^{1}	—
T. repens	sol.	sp.	—	sp.
4. Разнотравие				
Achillea millefolium	sp.	sp.	sp.	sp.
Agrimonia eupatoria	—	—	—	sol.
Ajuga genevensis	—	—	1	—
Alchimilla hirsuticaulis	—	cop.^{2}	—	—
Anemone silvestris	—	—	sp. cop.	sp. cop.
Antennaria dioica	—	sp.	—	—
Artemisia campestris	sol.	1	2	—
Aster amellus	—	sol.	sp.	cop.^{1}
Brunella vulgaris	sol.	1	—	—
Calamintha acinos	1	—	—	—
Campanula bononiensis	—	1	—	—
Centaurea jacea	—	1	—	—
Dianthus Fischeri	sol.	sol.	—	—
Eryngium planum	—	—	1	—
Filipendula hexapetala	sp.	cop.^{2}	sp.	sol.
Fragaria viridis	1	sol.	sp.	—
Galium mollugo	—	—	—	sp.
G. verum	sol.	sp.	—	—
Gentiana cruciata	1	—	1	—
G. lingulata	1	1	—	—
Geranium sanguineum	—	—	1	—
Hieracium pilosella	1	—	—	sol.
H. umbellatum	—	1	—	sol.
H. sp.	1	—	sol.	sol.
Leontodon autumnalis	—	1	—	—
L. hispidus	—	1—2	sol.	—
Leucanthemum vulgare	sol.	sol.	sol.	sol.
Linaria vulgaris	—	1	—	—
Linum catharticum	—	1	—	—
L. flavum	—	—	1	—
Myosotis silvatica	—	cop.^{2}	—	—
Odontites serotina	—	1	—	sol.
Picris hieracioides	?	—	—	—
Pimpinella saxifraga	sp.	sp.	—	sol.
Plantago lanceolata	—	—	—	2
P. media	sol. sp.	cop.^{1}	sol.	sol.
Polygala comosa	1	2	1	sol.

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

	Площадки			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
Potentilla argentea	sol. sp.	sol.	—	—
Ranunculus polyanthemus	1	sp.	—	sol.
Rumex thyrsiflorus	—	sp.	—	—
Salvia pratensis	—	—	1	sp. cop.
Sedum acre	sot.	—	—	—
Seseli annuum	sp.	sp.	—	—
Silene nutans	—	1—2	—	2—3
Solidago virga aurea	—	1	—	—
Stellaria graminea	—	1	—	—
Taraxacum officinale	2—3	—	sol.	sol.
Thesium ramosum	—	—	sol.	—
Veronica chamaedrys	1	sp. cop.	—	sp.
Viola rupestris	cop.	sp.	—	sol.
Thuidium abietinum	cop.[3]	cop. sol.	cop.	cop.[1]
Число видов	34	44	30	30

представляют довольно неровную поверхность, что усиливается еще и тем, что нередко встречаются более или менее глубокие впадины и ямы, повидимому искусственного происхождения (брали известь и глину красного цвета); возможно, что некоторые ямы образовались в результате провалов в известняках.

Сохраненность склонов довольно плохая, так как они недалеко находятся от деревни и выпасаются; часть склонов (ниже деревни) была, повидимому, в свое время распахана.

Впервые эти склоны я посетил в конце августа, а в следующем году — весной, в мае; таким образом, я не могу дать физиономической картины растительности в момент ее наиболее пышного развития. Однако несомненно, что красочные двудольные здесь дают пестрый ковер на зеленом фоне злаков; из последних особенно обильны *Agrostis Syreistschikowii* и *Phleum phleoides*. В мае, кроме незабудок (*Myosotis silvatica*), местами дает аспект *Anemone silvestris;* число подсчитанных цветков последнего вида на 1 м² — 47, 41, 39. В дальнейшем, несомненно, основной аспект дают виды *Filipendula hexapetala, Salvia pratensis, Trifolium montanum, Medicago falcata, Ranunculus polyanthemus, Galium verum;* местами отмечаются скопления *Coronilla varia, Geranium sanguineum,* нередко *Linum flavum*. В конце лета местами обильна *Aster amellus*.

Кроме составленного общего списка растений, были изучены 4 м² на различных участках склона (табл. 1).

Кроме видов, обнаруженных на площадках и приведенных в табл. 1, на склонах были еще отмечены:

1. Из злаков: *Briza media* (sol. sp), *Avena pubescens* (лишь в одном месте), *Koeleria gracilis* (как предыд.), *Festuca sulcata* (несколько дерновин в одном месте). Как видно, два характерных степных дерновинных злака — келерия и типчак — здесь фактически почти отсутствуют. То же самое, как увидим дальше, имеет место и для всего бассейна р. Скниги.

2. Из осок: *Carex praecox, C. montana* (в кустах), *C. hirta* (в нижней части).

3. Из бобовых: *Anthyllis polyphylla, Astragalus cicer, Trifolium alpestre* (нередко), *Vicia cracca, V. tenuifolia* (изредка), наиболее распространен и обилен *Trifolium montanum*.

4. Из разнотравия: *Anthemis, tinctoria, Centaurea scabiosa, Crepis praemorsa, Draba nemorosa, Erigeron acer, Euphrasia stricta, Inula hirta, Lavatera thuringiaca, Phlomis tuberosa, Senecio Jacobaea, Stachys annua, Thalictrum minus, Tragopogon orientalis, Veronica teucrium.*

Сочетания растений на различных участках склонов очень разнообразны. Особенно богата южными элементами площадка № 3, где на одном квадратном метре отмечены: *Anemone silvestris, Aster amellus, Coronilla varia, Linum flavum, Thesium ramosum.* Особенно интересны два последних вида; лен отсутствует в составе «окской» флоры на московском берегу р. Оки[1]. Весьма богаты участки, где на почве разбросаны кусочки извести.

Описываемые склоны в одном месте прорезаны поперечным оврагом, поросшим соснами; остатки сосен находятся и в разных частях склонов. Кроме того, там и сям имеются кустики можжевельника (отмечен экземпляр груши и несколько кустов *Rhamnus cathartica*). Повидимому, сосен было здесь раньше значительно больше, так как непосредственно ниже и выше по течению на том же правом берегу реки имеются и до сих пор довольно хорошо сохранившиеся сосновые леса. Последние остепнены в большей или меньшей степени, но описываемый участок остепнен в наибольшей степени, так как значительная часть склонов имеет южную экспозицию. Это — своего рода «горные» остепненные сосняки. Сосна на данных склонах, несомненно, первичный тип и непосредственно связывается с обширными сосновыми лесами в излучине правого берега р. Оки (эти леса будут описаны в другой статье).

Вверх по течению р. Скниги сосняки развиты на склонах между дер. Романово и Яковлевское; еще выше они замещаются дубравами, и уже у дер. Азаровка сосна является лишь небольшой примесью к дубу; еще выше безраздельно господствует дуб при полном отсутствии сосны.

Насколько далеко может итти остепнение сосняков, можно видеть из нижеследующего описания сосняка между деревнями Романово и Яковлевское: южный склон, покрытый сосной; единично дуб и осина; береза — редко, подлесок из можжевельника (cop.); масса всходов сосны. Моховой покров местами сплошной из *Pleurozium Schreiberi* и *Thuidium abietinum*. В травяно-кустарничковом покрове господствует брусника, местами же обильны *Carex montana* и *Geranium sanguineum*. Вообще же были отмечены такие виды: *Aster amellus* sp.— cop., *Astragalus cicer* sol., *A. glycyphyllus* sol., *Betonica officinalis* sol., *Calamagrostis epigeios* sol., *Campanula bononiensis* sol., *Carex montana* sp. или cop., *Centaurea scabiosa* sp. sol., *Convallaria majalis* sol., *Coronilla varia* sp., *Filipendula hexapetala* sp. cop., *Fragaria vesca* cop. sp., *Gentiana cruciata* sol., *Geranium sanguineum* (местами soc.), *Inula salicina* sol., *Knautia arvensis* sol., *Lathyrus silvestris* sol., *Pimpinella saxifraga* sol., *Pirola secunda* sol., *Plantago Urvilleana* sol., *Potentilla alba* sol., *Pulmonaria angustifolia* sol., *Rubus saxatilis* sol., *Serratula tinctoria* sol., *Seseli annuum* sp., *Solidago virga aurea* sol., *Trifolium alpestre* sp., *Vaccinium vitis idaea* cop.

---

[1] Интересно указать, что желтый лен был найден здесь еще в 70-х гг. прошлого столетия, как это явствует из образца в гербарии В. Я. Цингера и Д. А. Кожевникова, хранящегося в Московском университете: «Опушка соснового бора близ Свинской полустанции». Однако на этикетке нет даты. Странно, что в работах Цингера и Кожевникова нет нигде указаний на это местонахождение. Что касается *Thesium ramosum*, то до сих пор это растение для Тульской обл. указано не было; в последнее время приведено для приокской полосы в Московской обл.

Наблюдаемые здесь соотношения крайне интересны. В данном списке всего лишь 7—8 видов, свойственных лесам, а все остальные — степные в большей или меньшей степени. Но в остепненных борах все эти виды закономерно сочетаются вместе. Думается, что если описанные выше склоны под дер. Романово сильно изменены человеком, то все же все имеющиеся там степные элементы входили в свое время в состав ассоциаций горных сосняков.

В последний раз мы встречаем сосну на склонах к р. Скниге близ дер. Азаровка. Здесь уже господствует дуб, и сосна встречается единично, так же как и можжевельник. Интересно, что здесь была встречена одна молоденькая елочка, повидимому недавно занесенная из района ст. Свинская (это одна из точек южной границы ели).

По южным и юго-западным склонам (с дубовыми кустарниками) к р. Скниге среди других были отмечены также более южные виды: *Achyrophorus maculatus, Ajuga genevensis, Astragalus cicer, A. glycyphyllus, Carex montana, Cirsium polonicum, Coronilla varia, Crepis praemorsa, Filipendula hexapetala, Geranium sanguineum, Inula hirta, Lavatera thuringiaca, Medicago falcata, Myosotis silvatica, Phleum phleoides, Potentilla alba, Pyrethrum corymbosum, Scutellaria hastifolia, Tragopogon orientale, Trifolium montanum.*

Кроме приведенных 20 видов, были еще отмечены 30 других видов. Интересно, что из этих 50 видов лишь два (*Vicia cracca* и *Dianthus Fischeri*) не встречаются на остепненных полянах в дубравах под Курском (на Стрелецкой степи). Даже *Scutellaria hastifolia* встречается и там! Здесь мы уже имеем остепненные нагорные дубравы правого берега р. Скниги.

Таким образом, остепненные горные сосняки нижнего течения сменяются остепненными нагорными дубравами среднего течения. Как те, так и другие располагаются по более или менее крутым правым берегам, там и сям подходящим к самой реке. Небольшая речка Скнига глубоко врезалась в известковые породы: изредка река подмывает коренной берег, получаются почти отвесные очень высокие стенки и выступают глыбы известняка. При переезде речки вброд колеса всегда стучат по камням.

Подмывая правый берег, река образует как бы полуцирки с особенно разнообразной растительностью (например у деревень Дворяниновая, Нижняя Городня, Азаровка и др.). В верхнем течении берега становятся все более и более пологими; выше дер. Кинеева русло едва обозначено и течения нет. У Кинеева русло углубляется, получается впечатление речки, но воды или нет или же имеются отдельные очажки (19.VII.1932); в нескольких местах внизу склонов имеются выходы ключей (топкие места), но в речке воды попрежнему нет.

Меня заинтересовало название реки — Скнига (выше по течению Оки в нее впадает еще менее крупная речка — Скнижка). Мне кажется, что это измененное первоначальное название «Скника», от слова «скникать» или «поникать». В литературе известны речки, называемые «Пониками», вследствие их свойства «поникать», или прекращать свое надземное течение, продолжая его под поверхностью русла. Это обычно наблюдается в известковистых породах. То же, повидимому, имеет место и в нашем случае. Правда, я сам не видел «поникания» р. Скниги, но мне говорили местные жители, что в речке иногда пропадает вода. Поэтому нередко в последующие годы, переезжая железной дорогой мост близ ст. Свинская, я смотрел на р. Скнигу. И часто русло ее было совершенно сухим. Фактическое «поникание» я наблюдал на небольшой речке Сосне, притоке р. Скниги, близ ее впадения в последнюю возле дер. Паршина: речка быстро течет, и вдруг вся вода пропадает в омуте; в омуте вода производит вращательное

движение. Тут же в боковом овражке имеется глубокая воронка, где естественно задерживается вся вода. Таким образом, карстовые явления налицо.

Возвращаемся к растительности р. Скниги. Интересны высокие, крутые обрывы (45—50°) близ дер. Н. Городня, с выступающими глыбами известняка; склоны то покрыты дубовым лесом, то представляют почти отвесные осыпи. Наиболее характерна ассоциация: дуб — орешник — *Brachypodium pinnatum* — *Carex montana*. Из более южных растений отметим: *Achyrophorus maculatus, Ajuga genevensis, Anemone silvestis, Astragalus cicer, Campanula bononiensis, Carex montana, Inula hirta, Potentilla alba, Pulmonaria angustifolia, Scorzonera humilis* (местами много), *Serratula tinctoria, Trifolium montanum, Valeriana rossica* и др.

Ряд южных элементов находим на крутых склонах с дубом близ деревни Котова н Дворянинова, причем по опушке дубравы против дер. Котова встречаются *Prunus spinosa* (небольшая заросль) и *Vicia pisiformis* (1 экз), виды, больше нигде по р. Скниге не отмеченные.

В верхнем течении р. Скниги берега сильно понижаются (выше дер. Дворянинова), и высоких крутых берегов я больше не видел. Не видел также и более пологих, но остепненных. склонов. Так, на южном склоне несколько ниже дер. Кинеева имеется растительность вполне нейтрального характера и можно лишь отметить *Agrostis Syreistschikowii, Trifolium montanum, Myosotis silvatica,* в большом количестве *Pimpinella saxifraga* и т. д. Думаю все же, что более или менее хорошие остепненные склоны здесь имеются.

Таким образом, все течение р. Скниги можно по ее растительности подразделить на три отрезка: нижний, средний и верхний. Нижний — до дер. Азаровка — с остепненными склонами и с остепненными сосновыми (главным образом) лесами; средний — с остепненными дубравами склонов; верхний — выше дер. Дворянинова — безлесный с почти не остепненными склонами[1].

Таковы степные элементы по р. Скниге. Как можно видеть, здесь встречается ряд видов, относящихся к «окской» флоре, а именно: *Aster amellus, Astragalus cicer, Inula hirta, Geranium sanguineum, Phlomis tuberosa, Prunus spinosa, Pyrethrum corymbosum, Scorzonera humilis, Scutellaria hastifolia, Thesium ramosum, Trifolium alpestre, Valeriana rossica, Vicia pisiformis.*

Кроме того встречается *Linum flavum.*

Несмотря на то, что мы имеем здесь много представителей степного разнотравия, злаковый комплекс в значительно меньшей степени имеет южный характер; такие характерные растения северных степей, как *Avena pubescens, Bromus riparius, Festuca sulcata, Koeleria gracilis,* по р. Скниге отсутствуют или почти отсутствуют; типчак встречен лишь у дер. Романова в небольшом числе экземпляров. В одном месте келерия встречена два раза (у деревень Романова и Дворянинова), овес — три раза, костер совсем нигде не отмечен. Злаковый комплекс на склонах р. Скниги является луговым, лишь с первым приближением к остепнению. Почти всегда представлены виды: *Agrostis Syreistschikowii, A. vulgaris, Bromus inermis, Festuca*

---

[1] Впрочем, данные А. В. Кожевникова, касающиеся верхнего отрезка реки, говорят как бы о том же; так, близ дер. Берника на южном склоне он указывает лишь из более южных форм: *Ajuga genevensis, Galium verum, Myosotis silvatica, Trifolium montanum, Koeleria gracilis*, причем последнее растение давало «металлический аспект». Относительно келерии я думаю, что это не *Koeleria gracilis*, а. *K. Delavignei,* так как *K. gracilis* в бассейне р. Скниги крайне редка (см. также ниже).

pratensis, *Festuca rubra*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*; не редки *Anthoxanthum odoratum* и *Briza media*.

После исследования склонов р. Скниги я переехал в бассейн р. Безпуты, где проделал такой маршрут: Шимуриха (верховье р. Скниги) — Золотиха — Тупаево — Заглухино — Овечкино — Купеево — Выселки Купеевские — Петровское — Личинкино и далее до верховьев р. Безпуты (Рязанцово). До дер. Овечкина растительность не представляла особого интереса; на водоразделах — дубравы; склоны к речке — травянистые и носят нейтральный характер. Но ниже по течению Западной Безпуты склоны становятся более высокими и крутыми и между деревнями Заглухина и Овечкина представляют достаточный интерес. Верхняя часть склонов покрыта дубом или дубовыми кустарниками, ниже — склоны безлесны и идут как бы ступенями, на более крутых местах обнажается камень; камень служит и ложем речки. Основные направления склонов южные; склоны прорезываются овражками, по которым бегут сильные ручьи. К сожалению, склоны во время посещения были уже скошены (19.VIII.1932), и растительность не могла быть учтена в полной мере.

Вот полный список отмеченных растений:

1. З л а к и: *Agrostis Syreistschikowii*, *Brachypodium silvaticum* (в кустах), *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata* (в кустах), *Phleum phleoides*.

2. О с о к и: *Carex contigua*, *C. montana*.

3. Б о б о в ы е: *Lathyrus silvestris*, *Medicago falcata*, *Trifolium montanum* cop., *Vicia cracca*.

4. Р а з н о т р а в ь е: *Achyrophorus maculatus* sp., *Ajuga genevensis* sol., *Allium oleraceum* sp., *A. rotundum* sp., *Anemone silvestris* sp. cop., *Betonica officinalis* sp., *Campanula bononiensis* sol. sp., *Centaurea scabiosa* sol., *Convallaria majalis* (в кустах), *Filipendula hexapetala* cop., *Fragaria viridis* sp., *Geranium sanguineum* cop., *Inula hirta* sp. cop., *I. salicina* sp. cop., *Lavatera thuringiaca* sol., *Majanthemum bifolium* (в кустах), *Myosotis silvatica* sp. cop., *Nepeta nuda* cop. (в кустах), *Pedicularis comosa* sol., *Pyrethrum corymbosum* cop. (опушка), *Polygala comosa* sp., *Potentilla alba* sp. cop., *P. thuringiaca* sp., *Ranunculus polyanthemus* sp., *Salvia pratensis* cop., *Sanguisorba officinalis*, *Scorzonera humilis* sp., *Serratula tinctoria* sp., *Solidago virga aurea* sp., *Thalictrum simplex* sp., *Tragopogon orientalis* sol., *Valeriana rossica* (в кустах — много), *Veronica teucrium* sp., *Viola collina* sol.

Думаю, что на этих склонах можно найти и *Stipa Joannis*. Между прочим, здесь, помимо комплекса северо-степных видов, нужно обратить внимание на дерезняковый комплекс — *Geranium sanguineum* + *Lavatera thuringiaca* + *Nepeta nuda* + *Pyrethrum corymbosum*, переходящий в наших широтах в дубовые кустарники (А. В. Кожевников не был на этих склонах, хотя его маршрут проходил через дер. Овечкина).

Между деревнями Овечкина и Купеево обращает на себя внимание очень темный цвет почвы на склонах, как бы полоса чернозема. Растительность, однако, не имеет каких-либо особенностей кроме *Potentilla opaca*, впервые здесь встреченного. Впрочем, склоны сильно изменены пастьбой.

Интересны луга под дер. Петровская при слиянии трех речек, носящих по карте одно название Безпуты (по положению их можно называть Западной, Средней и Восточной Безпутой). Это — очень высокие луга над обрывом к реке, повидимому совсем не заливаемые, почти совершенно плоские, в несколько десятков га, прорезанные там и сям ложбинами. Растительность имеет вполне степной характер с

красочным разнотравием, но в момент посещения (20.VIII.1932) аспект не имел ярких красок: множество отцветших соцветий *Salvia pratensis*, *Filipendula hexapetala*, местами много *Alectorolophus major*, местами — листья *Libanotis montana*, везде зеленый подсед из *Agrostis Syreistschikowii* и *Festuca rubra*.

Записаны были такие виды:

1. Злаки: *Agropyrum repens* sp., *Argostis Syreistschikowii* cop., *Bromus inermis* sp. gr., *Deschampsia caespitosa* sol., *Festuca rubra* cop.[2], *Phleum phleoides* sp., *Poa angustifolia* sol.

2. Бобовые: *Lotus corniculatus* sp., *Medicago falcata* cop. sp., *Trifolium montanum* sp. cop., *T. pratense* sp., *T. repens* sol. sp., *Vicia cracca* sp.

3. Разнотравне: *Achillea millefolium* sp., *Alectorolophus major* cop.[2], *Androsace septentrionalis* sol., *Bunias orientalis* sol., *Campanula rotundifolia* sol., *Cerastium caespitosum* sol., *Crepis tectorum* sol., *Delphinium cuneatum* — 9 экз., *Dianthus Fischeri* sp., *Erigeron acer* sp., *Equisetum arvense* sp. cop., *Euphrasia brevipila* sol., *Filipendula hexapetala* cop., *Fragaria viridis* sol., *Galium mollugo* sp., *G. verum* sp. cop., *Gentiana cruciata* sol., *G. lingulata* sp., *Geranium pratense* sol., *Knautia arvensis* sol., *Leucanthemum vulgare* sp., *Libanotis montana* cop.[2], *Myosotis silvatica* cop., *Nonnea pulla* cop. sp., *Pedicularis comosa* sol., *Plantago media* sp. sol., *Pimpinella saxifraga* sp. sol., *Polygala comosa* sp., *Potentilla argentea* sp. cop., *P. opaca* sol., *Ranunculus polyanthemus* sp., *Rumex thyrsiflorus* sp. cop., *Salvia pratensis* cop., *Stellaria graminea* sol., *Thalictrum minus* sol., *Tragopogon orientalis* sp. sol., *Viola rupestris* sol.

На местах, несколько пониженных, отмечены были: *Alopecurus pratensis* cop., *Deschampsia caespitosa, Leontodon autumnalis* cop., *Polygonum bistorta, Ranunculus repens, Sanguisorba officinalis* cop.[1]

В приведенном списке интересен *Delphinium cuneatum*, встреченный всего в 9 экземплярах, расположенных цепочкой внизу небольшого склончика. В другом месте, то же по склончику, был встречен *Phlomis tuberosa*.

Долина р. Средней Безпуты у дер. Карина становится совсем узкой, склоны невысокие, выходов известняка нет совсем; если речка подмывает берег, то обнажается глина. Речка имеет вид небольшого ручья, все русло забросано камнями. Под дер. Зименки и выше — течения в речке уже нет. Речка здесь называется Десенкой, у дер. То́ропова она сливается с ручьем, называемым Сушкой, и после слияния получает название Безпуты.

Растительность склонов верхнего течения р. Средней Безпуты носит все тот же характер с признаками довольно значительного остепнения, с такими элементами, как *Salvia pratensis, Filipendula hexapetala, Galium verum, Myosotis silvatica, Pedicularis comosa,* с такими злаками, как *Phleum phleoides, Agrostis Syreistschikowii,* причем последний злак особенно обилен и обычно дает аспект. На разных склонах отмечены такие аспектирующие растения: *Agrostis Syreistshikowii* + *Trifolium montanum, Salvia pratensis* + *Trifolium montanum, Pedicularis comosa* + *Trifolium montanum* + *Achillea millefolium, Koeleria Delavignei* + *Trifolium montanum* (келерия была встречена на лугу близ дер. Зименки, и это единственное место, где она была мною отмечена). Из более редких видов отмечена на склоне под дер. Зименки в довольно большом количестве *Scorzonera humilis* вместе с обычными степняками.

Как видно из изложенного, верхнее течение р. Безпуты (выше слияния трех Безпут) достаточно богато степными элементами, хотя мы не нашли здесь ряда видов, отмеченных А. В. Кожевниковым в

нижнем течении, а именно: *Aster amellus, Euphorbia villosa, Scabiosa ochroleuca, Scorzonera purpurea, Stipa Joannis, Veronica spuria.* Но из окских форм нами найдены: *Delphinium cuneatum, Geranium sanguineum, Inula hirta, Nepeta nuda, Phlomis tuberosa, Potentilla opaca, Pyrethrum corymbosum, Scorzonera humilis, Valeriana rossica.* В общем растительность склонов рек Скниги и Верхней Безпуты относится к одному и тому же типу. К тому же типу относится и растительность нижней части Безпуты (по Кожевникову).

Небольшой наш маршрут в верховьях р. Вашаны, притока р. Оки (ст. Лаптево — Вашана — Киреевское — Шульгино — ст. Шульгино), показал, кроме того, что и бассейн р. Вашаны имеет тот же тип растительности. Так, на юго-восточном склоне балки за дер. Вашана обнаружен тот же комплекс злаков (господство *Agrostis Syreistschikowii, Festuca rubra, Phleum phleoides, Poa angustifolia* и др.), те же бобовые (господство *Trifolium montanum*), то же степное красочное разнотравие (господство *Salvia pratensis, Galium verum, Filipendula hexapetala, Myosotis silvatica, Achyrophorus maculatus* и др.

В основном можно сделать такие выводы:

1. Растительность рек Безпуты, Скниги и, по всей вероятности, Вашаны является на склонах достаточно сильно остепненной.

2. Особенно хорошо представлено северо-степное красочное разнотравие (*Salvia, Filipendula, Myosotis, Pedicularis, Galium verum* и др.), из бобовых особенно обилен и аспективен *Trifolium montanum,* из злаков наиболее характерны *Agrostis Syreistschikowii, Phleum phleoides, Festuca rubra.*

3. Остепненность усиливается в нижних частях рек в связи с высотой склонов и разнообразием экологических условий; верхние части почти лишены более интересных элементов.

4. В исследованном районе отмечено 17 видов «окской» флоры (на нижней Безпуте по А. В. Кожевникову имеется еще несколько видов); это заставляет нас признать, что данная флора имеет более широкое распространение, чем принималось до сих пор.

5. Представляется вполне вероятным, что в доагрикультурное время в нашем районе сосняки и дубравы тесно сочетались со степной растительностью, причем последняя особенно хорошо была развита по более высоким и крутым берегам рек.

6. До сих пор принималось, что «окская» флора оторвана от степной растительности юга Тульской области, однако накопляется все более и более фактов, указывающих, что элементы «окской» флоры (в большей своей части) связываются непосредственно через водоразделы севера Тульской области со степной флорой юга этой области.

* * *

Выше мы назвали исследованный район довольно остепненным, основываясь на том, что здесь достаточно хорошо выражен красочный разнотравный комплекс северных степей. В Московской области он доходит до р. Оки (включая и левый берег); далее к северу этот комплекс отсутствует, остаются лишь отдельные его элементы, будучи вкраплены в нейтральный фон более сухолюбивых растений. К северу от Москвы почти нацело пропадают даже единичные степные элементы, на сухих же склонах мы имеем сухое северное разнотравие, совершенно нейтрального характера: *Achillea millefolium, Erigeron acer, Knautia arvensis, Leucanthemum vulgare, Pimpinella saxifraga, Plantago media, Potentilla argentea.*

Таким образом, в нашем районе мы имеем третью степень ксерофитизации. Более подробный анализ ступеней нарастания остепнен-

ности будет дан в особой статье, а здесь в сводной таблице (табл. 2) мы отметим почти постоянную связанность растений на осмотренных участках (некоторые пропуски зависят, повидимому, от маршрутного характера исследований):

ТАБЛИЦА 2

Местонахождения остепненных склонов	*Agrostis Syreistschikowii*	*Phleum phleoides*	*Festuca rubra*	*Trifolium montanum*	*Medicago falcata*	*Salvia pratensis*	*Filipendula hexapetala*	*Myosotis silvatica*	*Galium verum*	*Pedicularis comosa*	*Ajuga genevensis*
Дер. Романова	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	×
Дер. Паршина	—	×	—	×	×	×	×	—	×	—	×
Между Яковлевским—Рожествено (выс. луг)	—	×	×	×	—	—	×	×	×	×	—
Там же (южный склон)	—	×	—	×	×	—	×	×	—	—	×
Близ дер. Дятлова	—	×	—	—	—	—	×	—	—	×	×
Против дер. Котова	×	×	×	×	—	—	×	×	×	—	—
Близ дер. Дворянинова	×	×	×	×	×	—	×	—	×	—	—
У дер. Овечкина	×	×	—	×	×	×	×	×	—	×	×
Близ дер. Купеева	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—
Близ дер. Петровская (выс. луг)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—
За дер. Харина	×	×	—	×	—	—	×	×	×	—	—
У дер. Зименки	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	—
Там же (правый берег)	×	×	×	×	×	×	×	—	×	×	—
Близ дер. Вашана	×	×	×	×	—	×	×	×	—	—	—

V. V. ALECHINE

Steppe Vegetation in the Basins of the Skniga and Bezputa Rivers

Summary

The so-called «Oka-flora», i. e. the flora and vegetation of the left bank of the Oka in the southmost of the Moscow province, differ sharply from the rest of the vegetation of the same province. It abounds in plants typical of southerly and steppe regions, and has for nearly 75 years been the object of investigations on the part of the Russian and, especially, of the Moscow botanists. The «Oka-flora» used to be considered as a peculiar island lying among woodland, since wood vegetations was until recently supposed to be prevalent south of the Oka-river too (in the northern part of the Tula province).

The present author explored the land all along the course of the Skniga river and of some other small rivers south of the Oka, and discovered a number of plants (17 species) belonging to the «Oka-flora». Ten years ago the same phenomenon was observed by A. W. Kozhevnikov at the Bezputa river, running parallel to the Skniga.

It appears obvious now that the «Oka-flora» is directly linked through a number of its elements discovered in the northern part of the Tula province, with the more southerly steppe area; this offers a clue for retracing its origin.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 5

В. Н. ВАСИЛЬЕВ

О взаимоотношениях „Манчжурской“ и „Охотской“ растительности и флоры

(Предварительное сообщение)[1]

V. N. VASSILIEV

On the relationship between the “Manchurian„ and “Okhotsk„ vegetation and flora

(Получено 25. II. 1944)

В этой статье высказываются некоторые соображения о связях ряда комплексов растительности на Дальнем Востоке, главным образом «манчжурской» и «охотской» флор, идущие в разрез с привычными представлениями.

С самого начала изучения дальневосточной растительности красной нитью проходит противопоставление «манчжурской» широколиственно-кедровой тайги темнохвойной пихтово-еловой тайге, иначе называемой «охотской», по месту первого знакомства исследователей с ней. Ландшафтно-физиономически данные комплексы, действительно, резко отличаются друг от друга, поэтому такое противопоставление вполне понятно, особенно если принять во внимание взгляды, установившиеся со времени А. Гумбольдта (1849) и ярко выявившиеся в трудах последующих ботанико-географов [9, 35, 7, 6, 11, 12, 10 и др.]. Мы стоим на той точке зрения, что в основу ботанико-географического районирования должен быть положен флоро-и фитогенетический принцип. Именно так мы и подходим к вопросу о взаимоотношениях «манчжурской» и «охотской» флор и растительности.

Широколиственно-кедровая растительность Дальнего Востока К. И. Максимовичем [26] была названа «амурской», а впоследствии В. Л. Комаровым, лучше определившим ее границы и особенности, «манчжурской».

Тип манчжурской растительности по определению В. Л. Комарова [17] — это «хвойные леса и леса смешанные, но с преобладанием хвойных, и заливные луга речных долин». Годом раньше, в другом месте, В. Л. Комаров пишет: «Характернейшими формациями здесь являются горные леса и обширные луга речных долин...» «Леса Манджурии в их первобытном виде имели своей главной основой хвойные породы, особенно же *Pinus koraiensis* S. et Z. и *Abies holophylla* Max., лиственных же пород в их составе было не более 30%».

Роскошная растительность, пальмовидная форма листьев и крон некоторых деревьев (*Kalopanax ricinifolia, Aralia manshurica*), наличие крупных лиан и богатого подлеска дали повод некоторым исследователям относить манчжурскую флору к группе японо-китайских флор, что совершенно неправильно, так как в составе последних видную

[1] Печатается в дискуссионном порядке. *Редакция.*

роль играют вечнозеленые формы, почти отсутствующие в манчжурской и во всяком случае не играющие в ней заметной роли [1].

По этому поводу В. Л. Комаров [17] говорит следующее: «...относить [манчжурскую флору] к китайско-японской было бы слишком смело». «...Условия растительной жизни здесь и типы растительности гораздо более связывают эту страну с группою флор лесного царства умеренного пояса, чем с японо-китайской. Конечно, это область переходная, область, сохранившая гораздо более древних растительных типов теплого и влажного климата, находимых в других флорах лесного царства только в ископаемом состоянии и связывающих ее с японо-китайскою группою, но общий характер быта и типов растительности данной флористической области гораздо важнее, чем отдельные ее представители... Манджурская флористическая область... более тесно связана с областью хвойных лесов, чем с изобилующей вечнозелеными формами японо-китайскою группою флор».

Японо-китайская область с геологической точки зрения представляет одну из самых древних областей земли, очень давно не подвергавшуюся никаким геологическим потрясениям. «Вследствие этого растительность этой области могла с незапамятных времен развиваться без всяких помех. Здесь поэтому могли сохраниться такие древние формы, как *Ginkgo* и *Liriodendron*» (Гребнер-Голенкин [7]), а также много групп, роднящих ее с субтропическими флорами других стран. Сюда можно отнести: *Zelkova, Celtis, Magnolia,* вечнозеленые дубы, *Hamamelis, Diphylleia, Diospyros, Ilex, Castanea, Laurus, Periploca, Paliurus, Camellia, Thea, Brussonetia papyrifera, Sasa, Zisyphus, Kerria, Citrus nobilis* (на о-ве Квельпарт) и ряд других. Здесь же, повидимому, мы должны искать и центры развития многих родов и семейств не только Азии, но и Европы (Комаров [19]).

С другой стороны, растительность манчжурской флористической области, если и не подверглась непосредственно влиянию четвертичного оледенения, все же была им потеснена на юг, обеднена в видовом отношении, чем в значительной степени объясняется богатство ее монотипными и олиготипными родами, а в пределах последних часто очень резко очерченными видами (Комаров [18]), и поразительная в сравнении с количеством родов малочисленность видового состава. По своему составу и общему облику «манчжурская» флора весьма сходна с так называемой листопадной широколиственной «тургайской» флорой А. Н. Криштофовича [25, 23], для которой также было характерно, наряду с хвойными (*Picea, Pinus, Abies* etc.), большое количество лиственных и в том числе широколиственных пород с опадающей листвой (*Juglans, Tilia, Acer, Fraxinus, Quercus, Corylus, Populus* etc.); среди последних было большое количество сережкоцветных. Это типичная бореальная флора с значительным количеством третичных форм, но форм отнюдь не тропического и даже не субтропического, а бореального происхождения.

Из предыдущего видно, что манчжурская флора довольно четко отличается от флор японо-китайских, хотя отдельные ее элементы идут далеко на юг, так же как и, наоборот, элементы флор японо-китайской группы далеко проникают на север в пределы манчжурской флоры. Так например, вечнозеленые дубы (*Quercus obovata, Qu. Mac Kornickii*) встречены В. Л. Комаровым (1898) у устья р. Тумынгана. Это обстоятельство легко объясняется, во-первых, соседством данных флор, а во-вторых, и это самое главное, отступанием с севера на

---

[1] Из вечнозеленых форм в манчжурской флоре можно указать: *Polypodium vulgare* L., *P. virginianum* L., представителей сем. *Pirolaceae, Viscum album* subsp, *coloratum* Kom., бруснику и некоторые другие травянистые, полукустарниковые и кустарниковые формы.

юг манчжурской и отчасти японо-китайских флор. Тогда наиболее пластичные виды последних могли приспособиться к изменившимся условиям и сделаться составной частью манчжурской флоры. Сюда, повидимому, необходимо в первую очередь отнести все аралиевые, лимонник, актинидии, пробковое дерево, пион и некоторые другие. С другой стороны, некоторые представители манчжурской флоры проникли далеко на юг (*Pinus koraiensis* S. et Z., *Betula costata* Trautv., *Corylus heterophylla* Fisch. и некоторые другие).

Таким образом произошло частичное перекрытие флор различного происхождения. Анализ флор, для которого мы здесь не имеем места, мог бы выявить это с несомненной очевидностью.

«Охотская» флора или охотская темнохвойная тайга, как отмечалось выше, по ландшафтно-физиономическим признакам и по относительной бедности видового состава противопоставлялась «манчжурской» флоре и растительности. Первые исследователи Дальнего Востока (акад. А. Ф. Миддендорф, Ф. Б. Шмидт и др.) ознакомились с темнохвойными лесами за пределами «манчжурской» флоры и поэтому у них об этом комплексе создалось впечатление, как о чем-то вполне самостоятельном. В то же время наши путешественники по Уссурийскому краю, проделывавшие свои маршруты вдоль речных долин (Р. К. Маак, Н. М. Пржевальский, Будищев с сотрудниками и др.), не могли обнаружить темнохвойных лесов, которые, как известно, расположены в верхних поясах гор, и даже сомневались в наличии вертикальной поясности растительного покрова в этом крае [20].

Обычно весьма густые и тенистые пихтово-еловые леса (в северной части ареала еловые, в южной имеются пихтовые) не имеют ясно выраженного подлеска и богатого травяного покрова, за исключением разреженных высокогорных насаждений вблизи вертикальной границы леса или же насаждений в северной части ареала. Тем не менее список видов, характерных для дальневосточных темнохвойных лесов, довольно солидный и, как увидим далее, имеет много общего со списком спутников широколиственно-кедровых лесов. В древесном пологе имеем *Picea ajanensis* Fisch., или *Abies nephrolepis* Max., или же (чаще всего) обе эти породы; кроме того, обычными компонентами древесного полога этих насаждений являются каменная береза (*Betula lanata* V. Vassil. на материке, *B. paraermani* V. Vassil. на Сахалине и *B. ulmifolia* S. et. Z. в Японии и на Курильских островах) и березовый клен (*Acer ukurunduense* Trautv.). Сборный список подлеска темнохвойных лесов следующий: *Sorbus sambucifolia* Cham. et Schlchtd. (северная фация), *S. Schneideriana* Koehne (южная фация), *Sorbus discolor* Kom. (южная фация), *S. amurensis* Kom. (северная фация), *Lonicera edulis* Turcz., *L. Chamissoi* Bge (северная фация), *L. Maximoviczii* (южная фация), *Rhododendron mucronulatum* Turcz. (везде за исключением северных фаций), *Echinopanax elatus* Nakai (южная фация), *Syringa robusta* (южная фация), *Daphne kamtschatica, Cassiope Redowskiana, Bergenia pacifica* Kom. (южная фация).

В травяно-кустарничковом ярусе имеются: *Linnaea borealis* L., *Vaccinium vitis idaea* L., *Cornus canadensis* L., *Ledum dilatatum* Wahlb, *Oxalis acetosella* L., *Clintonia udensis* Trautv., *Majanthemum bifolium* DC., *M. kamtschaticum* Kom., *Listera Savatieri* Max., *Goodyera repens* R. Br., *Circaea alpina* L., *Mitella nuda* L., *Ramischia secunda* Opiz., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L., *L. chinense* Christ. (южная фация), *L. anceps* Wallr. (южная фация), *L. juniperoideum* Sw. (южная фация), *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar, *Dr. amurensis* Christ., *Athyrium mite* Christ., *Phegopteris polypodioides* Fée.

Кроме того, для многих ельников и пихтарников характерен роскошно развитый моховой покров. Приведенный список растений можно было бы в значительной степени увеличить, но в этом нет необходимости. Многие виды этого списка являются древнетретичными, имеющими близко родственные виды после большого перерыва в Европе или Северной Америке. Из них мы можем указать хотя бы на: *Clintonia udensis, Listera Savatieri, Goodyera repens, Mitella nuda, Echinopanax elatus, Picea ajanensis.*

Как видно из этого краткого описания, «манчжурские» и «охотские» леса не только по ландшафтно-физиономическим признакам, но как будто и по видовому составу резко отличаются друг от друга. Поэтому не удивительно, что они в литературе все время противопоставлялись друг другу.

Теперь мы постараемся разобрать, насколько такое противопоставление, на основании которого их относили к различным флористическим провинциям (иногда областям), правильно и не пора ли посмотреть на это с иной точки зрения.

Прежде всего разберем, настолько ли отличен состав этих лесов друг от друга и настолько ли однороден состав манчжурского леса. Начнем со второго вопроса. Под типом манчжурского леса обычно имеют в виду кедровники с примесью (реже с преобладанием) широколиственных пород, хорошо развитым кустарниковым подлеском и лианами. Куда в таком случае отнести первичные долинные парковые леса из тополя Максимовича (*Populus Maximoviczii* A. Henry) и вяза (*Ulmus propinqua* Koidz.) с роскошным травяным покровом и слабо выраженным подлеском? К какой категории относятся первичные (повидимому) дубняки по тихоокеанскому советскому побережью и по островам в заливе Петра Великого с их красочным травяным покровом и подлеском из *Lespedeza bicolor* Turcz. и *Corylus heterophylla* Fisch.? Если подходить с ландшафтно-физиономической точки зрения, то это конечно не «манчжурцы». Опираясь на точку зрения В. Л. Комарова [20], можно было бы относительно дубняков сказать, что это вторичная формация, образующаяся в результате вырубок и повторных палов первобытной манчжурской тайги. Действительно, большая часть дубняков произошла именно таким образом, но этого нельзя сказать относительно дубняков приморской полосы. Точно так же и долинные парковые тополево-ильмовые леса, описанные В. М. Савичем [31], не являются производными. Таким образом, с ландшафтно-физиономической точки зрения мезофильные широколиственно-хвойные манчжурские леса сложного состава не больше отличаются от темнохвойных лесов из ели и пихты, чем от ксерофильных дубняков и долинных парковых тополево-ильмовых лесов.

Но нам, кроме того, могут возразить, что и дубняки и парковые долинные леса находятся в пределах манчжурской флоры, тогда как темнохвойные леса далеко выходят за ее пределы. Относительно дубняков это возражение не основательно. Как известно, отдельные рощи дуба выходят далеко за общепризнанные границы манчжурской флоры. Одна их роща найдена Д. В. Воробьевым [5] в районе бухты Николая на Охотском побережье (53°15′ с. ш.), еще известна роща дуба в среднем течении р. Тырмы (около 51° с. ш.), многочисленные указания на насаждения дуба и его спутника черной березы (*Betula dahurica* Pall.) имеются для верховьев р. Зеи (г. Зея), для Амура от устья р. Зеи до Албазина, множество насаждений имеется по склонам Б. Хингана и даже в пределах монгольских степей почти до оз. Буир-Нур. Все это — далеко за пределами манчжурской флоры, и, несмотря на это, монгольский дуб (*Quercus mongolica* Fisch.) считается типичным представителем манчжурской флоры.

Что же касается насаждений аянской ели и почкочешуйной пихты, а также насаждений родственных последней видов (*Abies gracilis* Kom. на Камчатке и *A. sachalinensis* Schm. на Сахалине), то они распространены на север немного далее, чем дубняки, причем в северной части ареала эти насаждения приурочены к защищенным речным долинам, горным ущельям, не поднимаясь далеко по склонам (северная часть бассейна Гилюя, северные притоки р. Зеи, р. Селемджи и южная часть бассейна р. Алдана, долина р. Камчатки). Только вблизи Аяна (56° с. ш.) насаждения аянской ели (без пихты) выходят на склоны невысоких приморских гор, что легко объясняется влиянием моря, умеряющим зимние холода.

Но как обстоит дело с южной границей распространения темнохвойных лесов? На это можно ответить определенно. Эта граница идет так же далеко, как и граница манчжурской флоры, т. е. до средней Кореи и южной Манчжурии на материке и гор Ниппона (Хонсю) в Японии (вулкан Фуджи-Яма). При этом надо обратить внимание на то, что основные масивы темнохвойных дальневосточных лесов находятся не вне, а в пределах границ манчжурской флоры. Наибольшее разнообразие насаждений и наибольшее видовое богатство в этих насаждениях наблюдаются в районах распространения типичной манчжурской флоры и растительности (южное Приморье и горы Восточной Манчжурии). Наоборот, за границами «манчжурской» флоры и фитоценологический и видовой состав темнохвойных лесов быстро беднеют и, как уже отмечалось выше, из них выпадает казалось бы неотъемлемый их компонент — почкочешуйная пихта, которая по Охотскому побережью идет не далее бассейна р. Уды и отсутствует в бассейнах рек Гилюя, Зеи, Селемджи и Алдана. Само собой разумеется, что обеднение видового состава отражается также на кустарниковой и травянистой флоре.

Мы привыкли считать, и это, повидимому, единственно правильная точка зрения, центром распространения вида, рода, формации область наибольшего видового, родового и фитоценологического разнообразия. Если с этой точки зрения подойти к темнохвойным дальневосточным лесам, то вне всякого сомнения таким центром для них необходимо признать область распространения «манчжурской» флоры и растительности.

Все эти соображения говорят не в пользу разъединения, противопоставления охотских лесов манчжурским, а за объединение их в один растительный комплекс, каковой они на самом деле и составляют. Действительно, если мы хотя бы поверхностно просмотрим состав компонентов дальневосточных широколиственно-кедровых лесов, то увидим, что очень мало имеется ассоциаций, в составе которых отсутствуют *Abies nephrolepis* Max. и *Picea ajanensis* Fisch. Они имеются в наиболее типичных, так сказать центральных ассоциациях кедровников и являются их неотъемлемыми спутниками. Наряду с ними в кедровниках встречаются виды, характерные для ельников: *Circaea alpina, Clintonia udensis, Mitella nuda, Oxalis acetosella, Ramischia secunda, Actaea erythrocarpa, A. acuminata, Acer ukurunduense,* плауны и многие другие.

Ошибочно было бы думать, что данное явление наблюдается только в местах контакта широколиственно-кедровых и елово-пихтовых лесов. Общие для ельников и кедровников виды от верхней границы леса спускаются до речных долин. С другой стороны, ряд видов, считающихся типичными «манчжурцами», является в то же время спутниками темнохвойных лесов. Из них можно указать: *Padus Maackii* Max., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Max., *Cimicifuga simplex* Wormsk., *Aruncus silvestris* Kostel., *Carex siderosticta* Hance, *Eleu-*

therococcus senticosus Max., *Euonymus macroptera* Rupr., *Euonymus pauciflora* Max., *Syringa robusta* Nakai, *Rhododendron mucronulatum* Turcz., *Sorbus discolor* Kom., *S. amurensis* Kom., *Echinopanax elatus* Nakai, *Actinidia kolomicta* Max., *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar, *Dr. sichotensis* Kom., *Dr. Buschiana* Fom., *Osmunda cinnamomea* L., *Cinna latifolia* Griseb., *Paeonia obovata* Max., *P. oreogeton* S. Moore и многие другие.

В качестве еще одного аргумента можно привести состав современных лесов, эдификатором которых является ель тоже из секции *Omorica*. Здесь мы имеем в виду насаждения сербской ели *Picea omorica* (Willd.) Panč., родственной аянской ели, на горе Тара Планина и на Столак по описаниям L. Adamovič [1]. Из этих описаний мы видим, что ход развития в течение плиоцена и плейстоцена остатков «тургайской» флоры, дериваты которой уцелели в некоторых областях Голарктики, в различных местах ее распространения не был одинаковым. В одних областях уцелели одни виды, в других иные, но иногда и там и тут сохранились одни и те же или близко родственные виды. Эти виды являются живыми свидетелями родства флор, отстоящих в настоящее время на тысячи километров друг от друга. В составе указанных выше насаждений сербской ели мы находим европейскую пихту *Abies alba*, бук *Fagus silvatica*, граб *Carpinus betulus*, клены *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, грушу *Pyrus communis*, рябины *Sorbus torminalis*, *S. aucuparia*, хмелеграб *Ostrya carpinifolia*, лещины *Corylus colurna*, *C. avellana*, жимолости *Lonicera xylosteum*, *L. alpigena*, бузину *Sambucus racemosa*, волчье лыко *Daphne Blagayana*, чаровницу *Circaea lutetiana*, звездочку *Stellaria holostea*, папоротники *Dryopteris filix mas*, *Aspidium lobatum*, *A. angulare* и многие другие. Такие виды, как бук, граб, клены, груши, хмелеграб, лещины, сближают насаждения сербской ели с широколиственными лесами, в которых она занимает, повидимому, такое же положение, как кедр корейский в дальневосточных лесах, несмотря на крупные различия их в отношении светолюбия. С другой стороны, такие виды, как пихта, бузина, волчье лыко, чаровница, папоротники сближают эти насаждения с ельниками. Это показывает, что в иных условиях (причем степень густоты насаждения также имеет значение) состав насаждений близких видов — эдификаторов может сильно отличаться друг от друга. В частности, приведенный сильно сокращенный перечень видового состава насаждений *Picea omorica* показывает возможность более богатого флористического состава насаждений елей группы *Omorica*, чем насаждений аянской ели. Поэтому современный состав насаждений аянской ели приходится рассматривать как результат их обеднения в ходе четвертичного оледенения [1]. Это обстоятельство может быть еще более разительно подчеркивается составом насаждений аянской ели на о. Хоккайдо, где четвертичное оледенение отразилось значительно меньше, чем на материке.

Примерно такую же параллель можно было бы провести с насаждениями ситхинской ели (*Picea sitchensis*) с западного побережья Северной Америки, вида, близко родственного аянской ели.

Если бы насаждения аянской ели на материке сохранили свой первоначальный видовой состав, подобно насаждениям *Picea omorica*, *P. sitchensis*, тогда общее происхождение широколиственно-кедровых

---

[1] К числу причин, сказавшихся на разнице состава насаждений аянской и сербской елей, кроме исторических, следует отнести еще современные различия климатических условий и так называемую «меридиональную зональность организмов» (В. Л. Комаров [21]).

и темнохвойных лесов было бы очевидным и не нуждалось бы в доказательствах [1].

При кратком описании ельников было указано, что для их состава характерно наличие каменной березы (*Betula lanata* V. Vassil. на материке, *B. paraermani* V. Vassil. на Сахалине, *B. ulmifolia* S. et Z. в Японии). Но эти породы, кроме того, образуют и самостоятельные насаждения вблизи вертикальной границы леса, идущие далеко на юг, а на севере простирающиеся значительно далее насаждений аянской ели. При этом еще в южной Якутии эти насаждения произрастают вблизи вертикальной границы леса и только около северной границы своего распространения спускаются в долины рек.

В одной работе [3] мы указывали на наличие многих общих видов для каменноберезников и ельников. Эта общность объясняется в значительной степени соседством формаций, но имеются виды, характерные для той и другой, и в первую очередь сама каменная береза, имеющаяся в ельниках даже там, где по соседству нет каменноберезников. Основное ядро спутников каменной березы относится, как и спутники темнохвойных лесов, к древнетретичным видам, реликтовым или, наоборот, имеющим обширный, часто прерывистый ареал [3]. Все эти соображения, развивать которые мы здесь не будем, указывают на общность истории развития каменноберезников с ельниками, а следовательно, и с широколиственно-кедровыми лесами Дальнего Востока.

Если к этому своеобразному и интересному комплексу прибавить еще долинные леса чозении [*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.], простирающиеся в некоторых местах нашего Северо-Востока (бассейн р. Анадыря) далее полярного круга, то основные фитоценологические компоненты рассматриваемого комплекса будут перечислены все. *Chosenia macrolepis*, как и каменная береза и аянская ель,— вид третичного происхождения. Она родственна роду *Salix*, но древнее его, на что указывает отсутствие в ее цветах нектарников. Принадлежность ее насаждений к третичным дальневосточным лесам проливает некоторый свет на историю развития всего этого комплекса.

В самом деле, наилучшего развития, наибольшей высоты и диаметра чозения достигает в пределах манчжурской флоры и чем дальше на юг, тем она имеет бо́льшие размеры. Из этого ясно, что современный оптимум обитания данной породы находится в центре развития дальневосточных третичных лесов. Поэтому северная часть ее ареала должна рассматриваться в качестве реликтовой. Эта часть по данным палеонтологии в доледниковый период была покрыта лесами более южного типа, чем в настоящее время, как и будет указано ниже.

Могла ли чозения продвинуться на север по долинам рек в течение теплого послеледникового времени? Это весьма сомнительно. По всей вероятности ледниковый период она, как лиственница даурская, тополь и береза Каяндера (*Betula Cajanderi* Suk.), пережила в убежищах, из которых по окончании оледенения снова расширила свой ареал, в то время как большинство представителей третичной флоры на нашем Севере погибло в период оледенения (некоторые, может быть, во время последнего). Наличие же их там в доледниковый, а некоторых видов и в межледниковый период подтверждается данными палеонтологии. Так, А. Н. Криштофович [23] из верхнеплиоценовых

---

[1] Нельзя не отметить то обстоятельство, что широколиственные леса Европы (буковые, дубовые) идут на север далее лесов *Picea omorica*, в то время как на Дальнем Востоке северная граница распространения дубняков проходит южнее северной границы насаждений аянской ели, а буковые леса расположены за южной границей «манчжурской» флоры вообще.

или постплиоценовых отложений Анадырского края описал ель (*Picea anadyrensis* Krysht.), близкую к современной *Picea ajanensis* Fisch. В постплиоценовых отложениях р. Пенжины были найдены (В. Б. Сочава [32]) шишки аянской ели. На Камчатке в 150 км южнее Усть-Камчатска (р. Чамжа) обнаружены ископаемые остатки аянской ели (И. В. Палибин [30]). По данным Л. Н. Тюлиной и М. И. Нейштадта [29], в четвертичных отложениях бассейна р. Майна (южный приток Анадыря) обнаружена пыльца пихты, а может быть ели из секции *Omorica*, наиболее близкой к роду *Abies*. Ни того ни другого дерева в настоящее время там нет.

На р. Омолое (между Леной и Яной) в 1903 г. В. А. Воллосовичем собраны ископаемые растительные остатки, из которых В. Н. Сукачевым была описана ель (*Picea Wollosowiczii* Suk.) из секции *Omorica*, а также определена сосна (*Pinus monticola* D. D) из секции *Strobus*, живущая в настоящее время в лесах западного побережья Северной Америки, так же как и родственная ей сосна *Pinus Strobus*. Близко родственные ей виды имеются также на Балканах и в Западных Гималаях.

Из доледниковых пресноводных отложений Якутской АССР на р. Алдане А. Н. Криштофович [22] определил американский серый орех (*Juglans cinerea*), сейчас живущий в Северной Америке, и вымершую ель (*Picea Wollosowiczii* Suk.). Ископаемые остатки американского серого ореха были также обнаружены на р. Иртыше (А. Н. Криштофович [27]).

В послеледниковых отложениях (торфах) по р. Лене и в пойме верхнего течения р. Алдана обнаружена пыльца дуба, северная граница распространения которого в настоящее время доходит лишь до южных склонов хребта Тукурингра (около г. Зен).

В доледниковых, а может быть в межледниковых отложениях при устье Бурен были найдены остатки *Ginkgo* и *Zelkova*, теперь живущих на азиатском материке значительно южнее. Очевидно, к этому же периоду относятся латеритообразные почвы по р. Анюю (Дондону), найденные В. М. Савичем (имеется химический анализ).

Таким образом, палеонтологические данные подтверждают факт более широкого распространения на севере в недавнем геологическом прошлом широколиственных лесов и хвойных лесов с господством елей из секции *Omorica*, а местами сосен из секции *Strobus*. Несомненно, что состав позднетретичных и межледниковых лесов был более сложен, но недостаток палеонтологических данных пока не позволяет нарисовать полную их картину. По всей вероятности, предки современных *Chosenia macrolepis* и *Populus suaveolens* также образовывали рощи по свежим речным песчано-галечным отложениям, как в настоящее время чозения и тополь.

На более сформировавшихся почвах произрастали насаждения широколиственных пород, в составе которых, очевидно, не последнее место занимал американский серый орех; по склонам долин располагались хвойно-широколиственные леса, а выше их, как и сейчас,— темнохвойная тайга, о строении которой мы только можем делать предположения. В результате оледенения все эти леса, покрывавшие необозримые пространства Сибири, погибли, и от них могли уцелеть лишь отдельные представители древесной флоры с опадающей листвой (чозения, тополь) тогда как вечнозеленые хвойные вымерли или были сильно потеснены на юг. Живые свидетели их былого более широкого распространения на севере имеются и в настоящее время. Так, на р. Анадыре найдены типичные спутники темнохвойных лесов: *Linnaea borealis*, *Pirola incarnata*, *Lonicera edulis*, а также ряд видов, свойственных лесной зоне вообще: *Ribes dikuscha*, Carex chordorrhiza,

C. brunnescens, C. lugens, C. stans, Cobresia sibirica, Comarum palustre, Hippuris vulgaris, Ranunculus Pallasii.

Ряд перечисленных общетаежных видов и некоторые другие отмечены Б. А. Тихомировым [34] в арктической Сибири. При этом весьма характерно, что уцелевшие на севере остатки позднетретичной флоры и растительности приурочены к речным долинам, а в последних к наиболее теплым почвенным разностям, создавая, таким образом, интразональные группы растительности, являющиеся далеко выдвинувшимся на север арьергардом остатков третичной растительности.

Сказанного, полагаем, достаточно для предварительного сообщения, более же подробный разбор мы откладываем до ближайшего будущего, когда надеемся наши соображения подкрепить анализом видового и фитоценологического состава интересующих нас формаций и сравнением их с соответствующими формациями, представляющими остатки третичной широколиственно-листопадной флоры в других частях Голарктики.

Следовательно, мы считаем, что эти, физиономически столь резко отличающиеся одна от другой формации («манчжурская» и «охотская»), составляют одно органическое целое, единый исторически сложившийся комплекс. В пользу такого решения вопроса, как видно из предыдущего, говорят следующие основания: 1) единый, по существу, ареал их распространения; 2) много общих видов, органически связанных и с той и с другой формацией; 3) наибольшее видовое и фитоценологическое богатство в центре «манчжурской» флоры; 4) единая и общая история развития в геологическом прошлом, что подтверждается: данными палеонтологии, данными распространения некоторых современных видов и группировок, сравнением насаждений аянской ели с насаждениями близко родственных ей видов.

К этому комплексу необходимо также отнести рощи каменной березы и чозенники с душистым тополем, а также, повидимому, рощи березы Каяндера, весьма оригинального третичного вида нашего крайнего Северо-Востока.

Заканчивая данную статью, необходимо поставить вопрос о том, возможно ли оставить столь привычные и укоренившиеся в литературе названия, как «манчжурская» флора, «манчжурская» флористическая область, «охотская» флористическая область или «охотская» тайга. Полагаем, что нет. Поскольку они составляют единый комплекс, к которому, как указывалось выше, необходимо отнести еще каменноберёзники и чозенники, все дальневосточные третичные леса должны быть объединены под одним названием. Их необходимо выделить в самостоятельную флористическую область, как «область третичных бореальных лесов Дальнего Востока», а в пределах этой области различать лишь следующие п е р в и ч н ы е формации, расположенные в различных высотных поясах: 1) широколиственные леса (приморские дубняки), 2) широколиственно-хвойные леса, 3) темнохвойные леса, 4) каменноберезники, 5) разнообразные долинные формации, в том числе чозенники и топольники, и 6) первичные долинные луга.

Все эти первичные формации вполне оригинальны и в общей совокупности заслуживают быть выделенными в самостоятельную флористическую область Голарктики[1]; остальные формации, имеющи-

[1] Не присоединяя ее, как это обычно делают, к таежной области Евразии, так как по происхождению она должна объединяться с третичными или остатками третичных лесов (хвойных и широколиственных) Европы и Северной Америки. Современное деление растительности земного шара должно исходить из генетических, а не ландшафтно-физиономических принципов, и объединение флор и комплексов растительности должно основываться на общности происхождения, а не на примитивных принципах смежности этих природных явлений. Подобно тому,

еся в пределах этой области, чужды ей по происхождению и являются пришлыми, вследствие как климатических, так и топологических условий. Сюда относятся: белоберезники, осинники, лиственничники и некоторые другие.

Литература

[1] Adamovič L., Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer (Mösische Länder umfassend Serbien, Altserbien, Ostrumelien, Nordthrakien und Nordmazedonien). Veget der Erde. A. Engler und O. Drude, XI, Leipzig, 1909.— [2] Васильев В. Н., Растительность Тырмо-Буреинского района (рукопись), 1931.—[3] Васильев В. Н., Каменная береза (*Betula Ermani* Cham. s. l.). Ботанический журнал СССР, XXVI. № 2—3, Ленинград, 1941.— [4] Васильев В. Н., К систематике и географии дальневосточных берез, Ботанический журнал СССР, XXVII, № 1—2, Москва, 1942.— [5] Воробьев Д. П., Растительность южной части побережья Охотского моря, Труды ДВФ АН СССР, т. II, 1937.— [6] Warming — Graebner, Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 1918.— [7] Гребнер — Голенкин, География растений, Москва, 1914.— [8] Graebner P., Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie, 1929.— [9] Griesebach A., Die Vegetation der Erde, 1884.— [10] Diels L., Pflanzengeographie, 1908.— [11] Drude O., Handbuch der Pflanzengeographie, 1890.— [12] Drude O., Die Pflanzenwelt der Erde, Geographisches Handbuch, hrsg. v. A. Scobel, 5 Aufl., 1909.— [13] Humboldt A., Essai sur la géographie des plantes. 1805.— [14] Ильинский А. П., Растительность земного шара, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1937.— [15] Комаров В. Л., Ботаникогеографические области бассейна р. Амура, Труды СПб. об.-ва естествоиспытателей. т. XXVIII, вып. 1, СПб. 1897.— [16] Комаров В. Л., Манджурская экспедиция 1896 г., Изв. РГО, XXXIV. СПб., 1898.— [17] Комаров В. Л., Южная граница манджурской флористической области, Труды СПб. об-ва естествоиспытателей, т. XXIX, вып. 1, СПб., 1898.— [18] Комаров В. Л., Флора Маньчжурии, т. I, Труды Ботанического сада, СПб, 1901.— [19] Комаров В. Л., Введение к флорам Китая и Монголии, Труды Ботанического сада, XXIX, вып, 1—2, СПб., 1908—1909.— [20] Комаров В. Л., Типы растительности Южно-Уссурийского края, Труды Почв.-бот. эксп. по исследов. колон. районов Аз. России, ч. II. Бот. исследования 1913, вып. 2, 1917.— [21] Комаров В. Л., Меридиональная зональность организмов, Дневник 1 Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г., № 3, 1921.— [22] Криштофович А. Н., Американский серый орех из пресноводных отложений Якутской области, Труды Геол. ком., вып. 124, 1915.— [23] Криштофович А. Н., Ископаемая ель из Анадырского края, Матер. по геол, и полезн. ископаемым Дальнего Востока, № 32, Владивосток, 1924.— [24] Криштофович А. Н., Курс палеоботаники, Л., 1928.— [25] Криштофович А. Н. Основные черты развития третичной флоры Азии, Изв. Главн. ботанического сада СССР, XXIX, вып. 3—4, Л., 1930.— [26] Криштофович А. Н., Основные пути развития флоры Азии, Учен. зап. Лен. гос. университета, № 9, серия геол.-почв.-геогр., № 29, Л., 1936.— [27] Криштофович А. Н., Новая находка американского серого ореха в Азии, Природа, № 12, Л., 1936.— [28] Максимович К. И., Амурский край, Географический очерк, приложение к т. II Зап. Ак. Наук, № 2, СПб., 1862.— [29] Нейштадт М. И. и Тюлина Л. Н., К истории четвертичной и послечетвертичной флоры р. Майн, притока Анадыря, Труды Аркт. ин-та, т. XI, Геоботаника, Изд-во Главсевморпути, Л., 1936.— [30] Палибин И. В., Материалы к доледниковой флоре Камчатки, Палеоботанический сборн., вып. 1, Труды Нефтяного геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 29. 1934.— [31] Савич В. М., Типы растительного покрова, севера Приморья, Матер. для изуч. колониз. районов ДВК, вып. 1, Владивосток, 1928.— [32] Сочава В. Б., К истории флоры южной части Азиатской Берингии, Бот. журнал СССР, № 4, Л., 1933.— [33] Сукачев В. Н., Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири, Труды Геол. музея Ак. Наук, т. IV, вып. 4, СПб., 1910.— [34] Тихомиров Б. А., О лесной фазе послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре, Матер. по истории флоры и растительности СССР, т. I, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1941.— [35] Schimper A., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 1908.

как неправильно выделение «охотской» флоры в самостоятельную единицу, в такой же мере нет основания объединять ее с сибирской темнохвойной тайгой, образуемой видами иного флористического, а следовательно, и фитоценологического центра, как это делает в только что вышедшей работе А. И. Толмачев (Сов. ботаника, № 4, 1943).

Н. Я. КАЦ

Сукцессии флоры мхов на севере Сибири в послеледниковое время

(Получено 3. XII. 1943)

Материал для статьи доставили сборы мхов и торфов С. В. Кац и Н. Я. Кац с нижней Оби (районы Сале-Харда и Нового Порта — 1938 г.) и с нижнего Енисея (районы Игарки и Дудинки — Норильска — 1939 г.), затем сборы торфов А. И. Попова из района Янова Стана (река Таз) и переданные автору А. Н. Загорской сборы экспедиции Сельхозторфа из района Алдана (координаты: долгота 125°2′6″—125°19′57″; широта — 58°11′55″—58°21′40″). Всего было сделано 770 определений мхов в торфах и 680 в гербарных дерновинках. Этот материал был обработан статистически.

Цель и методика работы

Цель работы — сравнение спектров флоры мхов, современной и ископаемой, в торфяниках, развитие которых в основном протекало в послеледниковый период, более теплый, чем современный. Сравнивались степень господства и встречаемость отдельных видов в настоящее время и в прошлом. Роль в растительном покрове оценивалась на-глаз, по степени покрытия данного вида, роль в торфе тоже наглаз, по степени покрытия в поле зрения микроскопа. Наиболее точная оценка встречаемости в современной растительности получается, по нашему мнению, при определении компонентов в моховой дернинке. Полевые наблюдения дают худший результат, так как мхи, встречающиеся в дернинках единично, особенно мелкие, обычно при этом ускользают от наблюдателя.

Приведем как пример *Sphagnum Angstraemii*. Он доминировал лишь в 50% дернинок, собранных на нижней Оби, а в 50% отмечен единично. В подобных случаях обнаружить этот вид удается лишь при камеральной обработке. При полевых же наблюдениях он просматривается и встречаемость его недооценивается. Сказанное еще в большей мере относится к мхам, обычно вкрапленным единично в дернины других видов, например *Calliergon stramineum*. При сборах мхов внимание коллектора, намеренно или невольно, обычно ориентируется по доминирующим видам, определяющим габитус, цвет и другие признаки дернины. Следовательно, имеет место определенный отбор дернинок. Поэтому при последующем определении лишь доминирующих в дернине видов, как это обычно делается, статистическая обработка подобного материала дает картину встречаемости мхов, более или менее отличную от истинной. Подобный материал использовали для установления встречаемости мхов автор в своей прежней работе (1924) и Д. Герасимов (1934). Однако лишь исчерпывающее определение всех видов в дернине, как доминирующих, так и единичных, при последующей статистической обработке дает картину встречаемости, близкую к действительности. Предлагаемый способ опреде-

ления был впервые использован с указанной целью в настоящей статье.

При сборе торфов намеренный или невольный отбор образцов определенного ботанического состава не имеет места. Обработка этих данных дает объективную картину встречаемости мхов в торфах. Непосредственное сравнение цифр встречаемости мхов в дернинках и торфах затрудняется возможностью пропуска и часто невозможностью определения до вида в торфах. Далее, неизвестно, насколько соизмеримы пробы торфа и дернинок мха. Наконец, современная встречаемость учитывается в моховых дернинках, а ископаемая — как в моховых, так и в безмоховых торфах. Поэтому в дальнейшем, наряду с абсолютной встречаемостью, мы приводим и для современного и для ископаемого спектра также относительную. Встречаемость наиболее частого вида в торфах и дернинках принимается за сто, а для остальных видов — вычисляется по отношению к цифре сто. Это дает возможность судить, возросла ли или уменьшилась относительно современная встречаемость данного мха по сравнению с его относительной встречаемостью в прошлом.

В дальнейшем мы рассмотрим отдельно распространение сфагновых мхов и *Bryales*.

Сфагновые мхи в растительности и в торфах нижней Оби

Районы Сале-Хорда и Нового Порта в общем близки по характеру болот и по моховому спектру, отличаясь лишь в деталях. Олиготрофные болота здесь плоскобугристые (описание см. Н. Кац [27, 28]). На торфяных буграх сфагны уступают первое место лишайникам и *Dicranum*, в мочежинах же образуют сплошной ковер, лишь местами уступая место *Drepanocladus*. Таким образом, сфагны мочежины имеют большее покрытие, чем сфагны бугров. Первым по покрытию и встречаемости является *Sphagnum balticum*, часто безраздельно господствующий в мочежинах (табл. 1). За ним следует по обоим показателям *Sphagnum lenense* и затем *Sphagnum Angstraemii*. Первый нередко сплошь одевает низкие кочки и вместе с *Sphagnum balticum* образует переходную полосу от бугров к мочежинам. Второй вид образует довольно обширные, часто почти чистые дернины в мочежинах и встречается единично на более высоких уровнях. В Новом Порте на торфяных буграх очень часто встречается *Sphagnum Warnstorfii*, однако лишь небольшими пятнами в пестрой смеси с *Sphagnum balticum*. Его присутствие здесь — явление северного порядка. Южнее, в Сале-Хорде на олиготрофных буграх он уже редок. На эвтрофных же торфяниках нижней Оби — это массовый вид. Четыре указанных вида для широты 65—70° в Западной Сибири весьма обычны и имеют высокую встречаемость. То же указывает Герасимов [15]. В олиготрофных мочежинах нередко значительные площади занимает *Sphagnum Lindbergii*, хотя и встречается не везде. В Сале-Хорде в этих же условиях обычен *Sphagnum Jensenii* (10.2%), видимо редеющий в Новом Порте (1,7%). Мнение Д. Герасимова (l.c.), что оба вида редки в Западной Сибири, неправильно. Из остальных видов (табл. 1), некоторую роль играют *Sphagnum teres, Sphagnum subsecundum, Sphagnum squarrosum, Sphagnum obtusum, Sphagnum imbricatum, Sphagnum angustifolium*.

Однако первые пять видов частью исключительно, частью преимущественно растут на эвтрофных болотах, а последний довольно обычен на заболоченных местах. Поэтому встречаемость этих шести видов на олиготрофных болотах ниже, чем указано в табл. 1. Все остальные виды не играют сколько-нибудь заметной роли.

Переходим к рассмотрению ископаемого спектра. Образцы торфа

ТАБЛИЦА 1

Абсолютная встречаемость сфагновых мхов в дернинах и торфах на севере Сибири (в %)

Название растений	Сале-Хорд		Новый Порт и Салета		Сухариха		Губинская		Окрестности Игарки		Янов Стан	Район Игарки и Я. Стана вместе		Дудинка		Норильск		Дудинка и Норильск вместе		Алданский район
	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа
Sphagnum balticum	39.0	2.3	38.0	20.9	—	—	16.7	—	8.3	—	11.1	5.3	1.5	7.1	—	16.1	—	13.3	—	—
» *lenense*	32.2	2.3	13.2	9.3	—	1.6	—	—	—	—	5.6	—	1.5	—	—	6.5	—	4.4	—	—
» *Angstraemii*	22.0	—	13.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21.4	—	—	—	6.7	—	—
» *Warnstorfii*	1.7	—	24.8	—	8.9	—	—	—	—	—	—	5.3	—	7.1	—	22.6	—	17.8	—	—
» *Lindbergii*	11.9	—	4.1	—	4.4	—	—	—	16.6	—	5.6	5.3	0.8	—	—	—	—	—	—	—
» *Jensenii*	10.2	—	1.7	—	13.3	20.3	16.7	—	8.3	—	—	13.3	9.1	—	—	—	4.8	—	2.2	—
» *angustifolium*	10.2	—	6.6	—	13.3	—	11.1	—	8.3	—	—	12.0	—	14.3	—	19.4	—	17.8	—	8.6
» *fuscum*	5.1	—	2.5	—	6.7	—	11.1	31.8	8.3	—	5.6	8.0	6.1	7.1	—		—	2.2	—	·
» *Girgensohnii*	3.4	—	4.1	—	4.4	—	—	—	8.3	—	—	4.0	—	—	—	25.8	4.8	17.8	2.2	—
» *Russowii*	5.1	—	0.8	—	2.2	—	11.1	4.5	—	—	—	4.0	0.8	7.1	—	—	—	2.2	—	-
» *obtusum*	6.8	2.3	5.0	9.3	2.2	21.9	—	—	—	22.2	—	1.3	15.3	—	—	—	4.8	—	2.2	1.1
» *riparium*	3.4	—	1.7	11.6	22.2	25.0	27.8	—	41.7	—	—	28.0	12.1	—	—	—	4.8	—	2.2	8.6
» *squarrosum*	3.4	6.8	8.3	27.9	—	4.7	—	4.5	8.3	14.8	—	1.3	6.1	—	—	3.2	—	2.2	—	—
» *teres*	8.5	4.5	9.9	11.6	8.9	—	—	—	16.0	11.1	33.3	8.0	6.9	—	87.5	6.5	4.8	4.4	48.9	45.6
» *subsecundum*	10.2	4.5	3.3	7.0	—	3.1	—	—	—	—	—	—	1.5		—	·			—	11.8
» *compactum*	1.7	—	5.0	4.7	—	—		—	—	—	—	—	—				-	—	—	2.2
» *Dusenii*	1.7	—	—	—	—	9.4	—	·	—		—	—	4.5			-	—			
» *recurvum* P. B. . . .	—	—	—	4.7	...	—	—	—		—	—	...	...	—	—	—	—	—	—	5.4

всюду брались с олиготрофных бугров, тогда как современный спектр включает также и другие местообитания. Это надо учесть при сравнении современного и ископаемого спектров. В торфяниках нижней Оби не были найдены: *Sphagnum Girgensohnii*[1], *Sphagnum Russowii*, *Sphagnum Dusenii*, *Sphagnum amblyphyllum*, *Sphagnum acutifolium*, *Sphagnum Wulfianum* и *Sphagnum fuscum*. Если эти виды и не отсутствовали в прошлом, то, во всяком случае, встречались редко, так же, как и в современной растительности, Повидимому, редко встречались раньше *Sphagnum recurvum* P. B. и *Sphagnum compactum* D. C.— оба отмечены по два раза, правда в значительном количестве. Первый вовсе не был найден в современной растительности, второй отмечен спорадически, хотя и на значительных площадях. Для следующих видов — для одних несомненно, для других весьма вероятно — характерно более широкое распространение на олиготрофных болотах теперь, чем в прошлом: *Sphagnum balticum*, *Sphagnum lenense*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum Angstraemii*, *Sphagnum Warnstorfii*, *Sphagnum Lindbergii*, *Sphagnum Jensenii*. Четыре последних вида вовсе не отмечены, что во всяком случае указывает на их редкость. Особенно надежны и показательны данные для *Sphagnum lenense*, *Sphagnum balticum*, *Sphagnum Angstraemii*. Из этих массовых видов последний вовсе не отмечен в торфе, а два первых встречаются в торфе реже, чем в растительном покрове и притом, за исключением субрецентных слоев, лишь в небольших количествах. На плоских буграх под тонкой (1—2 см) лишайниковой дерниной залегает слой *Sphagnum balticum* — *lenense* — торфа, толщиной всего 10—20 см; ниже этот торф быстро сменяется торфами иного состава. Для трех указанных видов, таким образом, налицо факт сравнительно недавнего массового и притом быстрого распространения. Следующие виды были более широко распространены в прошлом: *Sphagnum squarrosum*, *Sphagnum teres*, *Sphagnum subsecundum*, *Sphagnum obtusum*, *Sphagnum riparium*. На это указывает во-первых, бо́льшая встречаемость их в торфах, чем в современной растительности (табл. 1 и 2)[2], причем эта разница выступила бы еще резче, если бы привести их современную встречаемость только на олиготрофных болотах. Во-вторых, эти виды образуют довольно мощные слои торфа, порядка 20—40—90 см, тогда как в настоящее время встречаются на олиготрофных болотах лишь единично (кроме *Sphagnum subsecundum* в Новом Порте).

Литературные данные, хотя и весьма скудные, все же подтверждают наш вывод о широком распространении этих видов в послеледниковых торфяниках на севере Сибири. Приведем эти данные. *Sphagnum riparium*: Тазовская губа (В. Говорухин [17]); Гыданская тундра (А. Зубков [25]); Малый Ямал (слой *Sphagnum riparium* — торфа, мощностью в 75 см — определение Д. Герасимова). *Sphagnum obtusum*: Большой Ямал, типичная тундра (Б. Тихомиров [44], стр. 330). *Sphagnum teres*: берег Тазовской губы, образует слой торфа в 30 см (В. Говорухин [17]; Большой Ямал (Б. Тихомиров, l. c., стр. 332); низовье Лены (ibidem, стр. 336). *Sphagnum squarrosum*: Большой Ямал (ibidem, стр. 330). *Sphagnum subsecundum*: Малый Ямал (В. Говорухин [17]; Гыданская тундра (А. Зубков [25]); Низовье Лены (Б. Тихомиров, l. c., стр. 336).

Сфагновые мхи в растительности и торфах в районе Игарки

Болота района Игарки (включая речку Сухариху и Губинскую протоку Енисея) — крупнобугристые. Высокие торфяные бугры и

---

[1] Найден лишь в субрецентном состоянии.
[2] Особенно показательна относительная встречаемость (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Относительная встречаемость сфагновых мхов в дерновинках и торфах на севере Сибири (в %)

Название растений	Сале-Хорд		Новый Порт		Сухариха		Губинская		Окрестности Игарки		Янов Стан	Район Игарки и Я. Стана вместе		Дудинка		Норильск		Дудинка и Норильск вместе		Алданский район
	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа
Sphagnum balticum	100	33.8	100	75.0	—	—	60	—	2.0	—	33.3	19.0	9.8	33.3	—	62.5	—	75.0	—	—
» *lenense*	82.0	33.8	34.8	33.3	—	6.4	—	—	—	—	16.8	—	9.8	—	—	25.0	—	25.0	—	—
» *Angstraemii*	56.5	—	34.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	37.5	—	—
» *Warnstorfii*	4.3	—	65.2	—	36.4	—	—	—	—	—	—	19.0	—	33.3	—	87.5	—	100	—	—
» *Lindbergii*	30.4	—	10.9	—	18.2	—	—	—	40	—	16.8	19.0	5.2	—	—	—	—	—	—	—
» *Jensenii*	26.1	—	4.3	—	54.2	80.1	60	—	20	—	—	47.6	59.5	—	—	—	100	—	4.5	—
» *angustifolium*	26.1	—	17.4	—	54.5	—	40	—	20	—	—	42.9	—	66.6	—	75.0	—	100	—	18.6
» *fuscum*	13.0	—	6.5	—	27.3	—	40	100	20	—	16.8	28.6	39.9	33.3	—	—	—	12.5	—	—
» *Girgensohnii*	8.7	—	10.9	—	18.2	—	—	—	20	—	—	14.3	—	—	—	100	100	100	4.5	—
» *Russowii*	13.0	—	2.2	—	9.1	—	40	14.2	—	—	—	14.3	5.2	33.3	—	—	—	12.5	—	—
» *obtusum*	17.4	33.8	13.0	33.0	9.1	87.6	—	—	—	100	—	4.8	100	—	—	—	100	—	4.5	—
» *riparium*	8.7	—	4.3	41.7	100	100	100	—	100	—	—	100	72.0	—	—	—	100	—	4.5	18.6
» *squarrosum*	8.7	100	21.7	100	—	18.8	—	14.2	20.0	66.6	—	4.8	39.9	—	—	12.5	—	12.5	—	—
» *teres*	21.7	66.2	26.1	41.7	36.4	—	—	—	40	50	100	28.6	45.1	—	100	25	100	25	100	100
» *subsecundum*	26.1	66.2	8.7	25,0	—	12.4	—	—	—	—	—	—	9.8	—	—	—	—	—	—	25.3
» *compactum*	4.3	—	13.0	16.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.6
» *Dusenii*	4.3	—	—	—	—	37.6	—	—	—	—	—	—	29.4	—	—	—	—	—	—	—
» *recurvum* P. B.	—	—	—	16.7	—	—			—				—	—		—	—			11.6

растительность отличают их от плоскобугристых болот. Бугры здесь в основном покрыты лишайниками и *Pleurozium Schreberi*. На межбугровых перемычках, наряду с лишайниками, много *Sphagnum fuscum*. Реже встречается здесь *Sphagnum angustifolium*, единично — *Sphagnum acutifolium, Sphagnum Russowii, Sphagnum Girgensohnii*. Мочежины между буграми богаче *Drepanocladus* и беднее сфагнами, чем на нижней Оби, однако сфагны все же обильны. Из них наибольшее покрытие и встречаемость имеет *Sphagnum riparium*. Заметную роль играют *Sphagnum Jensenii, Sphagnum teres* и *Sphagnum Lindbergii*. Роль же *Sphagnum balticum*, в отличие от нижней Оби, здесь невелика.

В ископаемом спектре Игарки *Sphagnum squarrosum, Sphagnum obtusum* и *Sphagnum subsecundum* имеют, повидимому, бо́льшую абсолютную и относительную встречаемость, чем в современном, так же, как и на нижней Оби (табл. 1 и 2). *Sphagnum teres* чаще отмечен в дернинах, чем в торфе, что, может быть, является случайностью, так как в близком районе Янова Стана слой *Sphagnum teres* — торфа достигает 30 см. *Sphagnum riparium* в Игарке, в отличие от Оби, более част в современной растительности, чем в торфе. На разрезе торфяного бугра на Сухарихе *Sphagnum riparium* книзу сменяется эвтрофным *Sphagnum obtusum*. Повидимому, мезотрофные мочежины болот Игарки наиболее благоприятны для *Sphagnum riparium*. В прошлом, на эвтрофной стадии, условия для него были хуже и встречаемость его была меньше. Болота же Оби перешли теперь уже в олиготрофную стадию и условия для мезотрофного *Sphagnum riparium* ухудшились. Остальные виды — *Sphagnum Lindbergii, Sphagnum balticum, Sphagnum angustifolium, Sphagnum Jensenii* были, видимо, раньше менее распространены, чем теперь, так же, как и на Оби. Однако данных пока недостаточно. Находки *Sphagnum fuscum* — торфа у Губинской протоки (слой в 70 см) и у Янова Стана — единственные для всего района вообще.

Сфагновые мхи в растительности и торфах в районе Дудинки — Норильска

Сборы в этом районе недостаточны для суждения о современном спектре сфагнов. Вдобавок, в Норильске мхи собирались главным образом с заболоченных мест, а не с болот. В торфах же этого района сфагны вообще редеют. Там показательнее присутствие обычных в торфах севера Сибири эвтрофных сфагнов — *Sphagnum obtusum, Sphagnum teres* и мезотрофных — *Sphagnum riparium* и *Sphagnum Jensenii*. Весьма высока встречаемость в Дудинке *Sphangum teres*. Она равна 87,5%. Этот вид, вместе с *Paludella*, слагает двухметровую толщу торфяного бугра.

Сфагновые мхи в торфах Алдана

Гербарий мхов в Алданском районе не собирался. В торфах же и здесь весьма част *Sphagnum teres* — 45,6%, причем он нередко доминирует. Обычные вообще в торфах *Sphagnum riparium* и *Sphagnum subsecundum* отмечены также и в данном районе.

Bryales в растительности и в торфе

Главные болотные *Bryales* — виды *Drepanocladus*. На олиготрофных болотах главную роль играют *Drepanocladus exannulatus* и *D. fluitans*, а на эвтрофных в Новом Порте и в Игарке — *Drepanocladus vernicosus*.

ТАБЛИЦА 3

Абсолютная встречаемость *Bryales* в дернинах и торфах на севере Сибири (в %)

	Сале-Хорд		Новый Порт и Салета		Сухариха		Губинская		Окрестности Игарки		Янов Стан	Район Игарки и Я. Стана вместе		Дудинка		Норильск		Дудинка и Норильск вместе		Алданский район
	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа
Aulacomnium turgidum	11.9	9.1	29.8	2.3	—	—	—	—	8.3	—	—	1.3	—	21.4	—	38.7	—	33.3	—	1.1
Calliergon stramineum	17.0	—	12.4	—	22.2	17.2	—	—	66.6	—	—	24.0	9.2	—	33.3	6.5	4.8	4.4	20.0	8.6
Drepanocladus exannulatus	13.6	—	8.3	4.7	13.3	3.1	—	4.5	8.3	7.4	—	9.3	3.8	21.4	20.8	6.5	28.6	11.1	24.4	10.8
» *fluitans*	17.0	2.3	14,0	16.3	6.7	34.4	16.7	4.5	8.3	7.4	5.6	9.3	19.8	—	—	9.7	9.5	6.6	4.4	15.1
» *Sendtneri*	1.7	—	1.6	—	—	1.6	—	45.5	—	—	—	—	8.4	—	—	—	—	—	—	—
» *vernicosus*	11.9	2.3	5.8	16.3	13.3	15.6	—	9.1	—	11.1	11.1	8.0	13.0	7.1	—	—	14.3	2.2	6.7	6.5
Calliergon giganteum	—	—	0.8	9.3	—	—	—	—	—	7.4	5.6	—	2.3	—	8.4	3.2	9.5	2.2	8.9	2.2
» *cordifolium*	—	—	—	9.3	—	—	—	—	—	3.7	—	—	0.8	—	—	—	—	—	—	1.1
» *trifarium*	—	29.5	—	—	—	—	—	54.5	—	3.7	—	—	9.9	7.1	—	—	14.3	2.2	6.7	14.0
sp.	—	—	—	9.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.3
Meesea triquetra	—	29.5	2.5	18.6	2.2	7.8	—	40.9	—	3.7	5.6	1.3	12.2	14.3	—	.	—	4.4	—	9.7
Paludella squarrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22.2	—	3.1	—	70.8	.		—	37.8	49.5
Thuidium Blandowii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11.1	—	1.5	—	—	—	—	—	—	9.7
Aulacomnium palustre	1.7	—	3.3	7,0	6.7	—	—	—	—	—	5.6	4.0	0.8	14.3	—	6.5	—	8.9	—	4.3
Camptothecium nitens	—	2.3	3.3	—	—	—	—		—	—	5.6	—	0.8	14.3	—	9.7	—	11.1	—	1.1
Scorpidium scorpioides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.8	.	—	0.8	7.1	—	—	4.8	2.2	2.2	.

EP_1944_AKS_693

ТАБЛИЦА 4

Относительная встречаемость *Bryales* в дерчинах и торфах на севере Сибири (в %)

	Сале-Хорд		Новый Порт и Салета		Сухариха		Дудинская		Окрестности Игарки		Янов Стан	Район Игарки и Я. Стана вместе		Дудинка		Норильск		Дудинка и Норильск вместе		Алданский район
	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	дернины	торфа	торфа
Aulacomnium turgidum	70	30.8	100	—	—	—	—	—	12.5	—	—	5.6	—	100	—	100	—	100	—	2.2
Calliergon stramineum	100	—	41.7	—	100	50	—	—	100	—	25	100	46.2	—	47.1	16.7	16.7	13.3	52.9	17.4
Drepanocladus exannulatus	80	—	19.4	25	60	9.1	—	8.3	12.5	66.6	—	38.9	19.2	100	29.4	16.7	100	33.3	64.7	21.7
» *fluitans*	100	7.7	47.2	87.5	30	100	100	8.3	12.5	66.6	25	38.9	100	—	—	25	33.3	20.0	11.8	30.4
» *Sendtneri*	10	—	5.6	—	—	4.5	—	83.3	—	—	—	—	42.3	—	—	—	—	—	—	—
» *vernicosus*	70	7.7	19.4	87.5	60	45.5	—	16.7	—	100	50	33.3	65.4	33.3	—	—	50	6.7	17.6	13.0
Calliergon giganteum	—	—	2.8	50.0	—	—	—	—	—	66.6	25	—	11.5	—	11.8	8.4	33.3	6.7	23.7	4.3
» *cordifolium*	—	—	—	50.0	—	—	—	—	—	33.3	—	—	3.8	—	—	—	—	—	—	2.2
» *trifarium*	—	100	—	—	—	—	—	100	—	33.3	—	—	50.6	33.3	—	—	59.0	6.7	17.6	28.3
» sp.	—	—	—	50.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8.7
Meesea triquetra	—	100	8.4	100	10	22.7	—	75	—	33.3	25	5.6	61.5	66.6	—	—	—	13.3	—	19.6
Paludella squarrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	15.4	—	100	—	—	—	100	100
Thuidium Blandowii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	—	7.7	—	—	—	—	—	—	19.6
Aulacomnium palustre	10.0	—	11.1	37.5	30	—	—	—	—	—	25	16.7	3.8	66.6	—	16.7	—	26.7	—	8.7
Camptothecium nitens	—	7.7	11.1	—	—	—	—	—	—	—	25	—	3.8	66.6	—	25	—	33.3	—	2.2
Scorpidium scorpioides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33.3	—	—	3.8	33.3	—	—	16.7	6.7	5.9	—

Эти три вида имеют большое покрытие и встречаемость. На олиготрофных болотах большую встречаемость имеют *Calliergon stramineum, Aulacomnium turgidum* (редеет в районе Игарки), *Dicranum elongatum* и немногие другие. *Calliergon stramineum* — мох с высокой встречаемостью и обычно малым покрытием. *Aulacomnium turgidum* — мох кочек, встречается часто, но обычно как примесь к другим мхам. Он образует небольшие пятна на более сухих и высоких кочках, за пределом оптимума сфагнов. Другие *Bryales* и *Hepaticae*, кроме обычных *Dicranum elongatum* и немногих других, которых мы здесь не касаемся, распространены слабо. В торфе отношения между *Bryales* резко меняются (табл. 3 и 4). Сильно возрастает роль *Meesea triquetra* и *Calliergon trifarium*. Эти виды отмечены лишь единично и притом в немногих пунктах. В торфах же они обычны, притом далеко на восток — до Алдана, а *Meesea* отмечена и для бухты Тикси (Б. Тихомиров [46], стр. 339). Встречаемость их высока; нередко они доминируют в торфе. *Calliergon trifarium* — торф достигает 90 см мощности. В Дудинке оба мха в торфе не обнаружены, может быть из-за недостатка данных; в гербарий же отсюда они собраны, а *Meesea* (по Н. Кузнецову [33], стр. 13) здесь даже обычна. Восточнее Янова Стана в торфах обычна *Paludella* [встречаемость 22%—49,5%—70,8%(!)].

В Дудинке она вместе с *Sphagnum teres* слагает почти всю двухметровую толщу бугра. В гербарий *Paludella* не собрана, так как ее легко распознать. По нашим наблюдениям — это редкий вид. Таким образом, *Calliergon trifarium, Meesea* и *Paludella* встречались прежде гораздо чаще и обильнее, так же, как *Calliergon giganteum, C. cordifolium* и *Thuidium Blandowii*. *Calliergon giganteum* весьма редок в растительном покрове, два других не найдены вовсе[1]. Кроме наших находок в торфе, приведем для этих мхов литературные данные. *Calliergon giganteum*: Малый Ямал, Большой Ямал, бухта Тикси (Б. Тихомиров, l. с., стр. 318, 333, 339), Воркута (Б. Городков [18], стр. 76), река Ылыч (В. Говорухин [16], стр. 36). *Calliergon cordifolium*: Малый Ямал (Б. Тихомиров, l. с., стр. 324). Наши данные, вместе с литературными, указывают, что оба *Callierga*, особенно *C. giganteum*, ранее были довольно обычными, притом иногда доминантами в торфе. Наши находки *Thuidium Blandowii* в Яновом Стане и на Алдане (здесь как субдоминанта!) говорят о его большой роли в прошлом. *Drepanocladus vernicosus* также, вероятно, был шире распространен раньше. В Сале-Хорде он (а также *Drepanocladus Sendtneri*) более част в дернинах, чем в торфах. Это зависит от того, что здесь в торфах *Drepanocladus* часто определялись лишь до рода. К мхам, более распространенным раньше, относится и *Drepanocladus Sendtneri*, хотя его встречаемость, вероятно из-за недостатка данных, не дает столь четкой картины. О более широком его прежнем распространении говорят находки в торфе на Большом Ямале, в бухте Тикси (Б. Тихомиров, l. с., стр. 332, 338). *Drepanocladus vernicosus* и *D. Sendtneri* — эвтрофные виды. Их современные местонахождения частью отмечены на эвтрофных болотах. Их встречаемость на олиготрофных болотах следует поэтому понизить, что резче подчеркнет их большую роль в торфе. *Drepanocladus fluitans* и *D. exannulatus* — главные болотные *Bryales*; притом это важнейшие и массовые торфообразователи. В прошлом эти виды соперничали за господство с *Meesea*, *Calliergon trifarium*, отчасти с *Paludella*, за счет сокращения которых они выиграли покрытие в настоящее время; зато часть площади они отдали распространившимся сфагнам. В отличие от других *Bryales*, *Calliergon stramineum* и *Aulacomnium turgidum* гораздо более часты

[1] *Calliergon cordifolium* приводит для Дудинки Н. Кузнецов ([33], стр. 13).

в дернинах, чем в торфах, даже учитывая возможность просмотра *Calliergon stramineum* в торфе. В настоящее время оба вида имеют наибольшую встречаемость (но не покрытие!) из всех *Bryales*. Недавнее широкое распространение этих мхов вместе с сфагнами, в дернины которых они обычно вкраплены,— несомненный факт. Приведем находки обоих видов в торфах по литературным данным. Для *Calliergon stramineum*: Малый Ямал (Б. Тихомиров, l. с., стр. 324); Воркута (Б. Городков [18], стр. 76). Для *Aulacomnium turgidum:* Большой Ямал; бухта Тикси; мыс Шмидта (Б. Тихомиров, l. с., стр. 333, 336, 340, 345).

О современном и прошлом распространении мхов вне области исследований

Основная сукцессия олиготрофных видов сфагновых мхов — их сравнительно недавнее распространение и образование верхней сфагновой толщи торфа. Эта сукцессия общеизвестна, но за немногими исключениями (например см. Д. Герасимов [13]) установлена лишь в общей форме. Более конкретны данные для немногих видов. Например, для *Sphagnum fuscum* отмечается его недавнее появление на севере Феноскандии (Ауэр [4], Р. Норхаген [34], Г. Бооберг [6]). Больше данных имеется о сукцессиях эвтрофных мхов. Для областей, находящихся вне пределов наших исследований, отмечается сокращение распространения этих видов в современный период. Так, распространение *Calliergon trifarium, Meesea triquetra* и *Paludella* сократилось не только в Сибири, но и в Европейской части СССР. Первый вид редок в центре Европейской части СССР. *Meesea* встречается чаще, но все же спорадически и часто небольшими дернинками, как *Paludella*. Однако оба эти вида здесь основные торфообразователи, так же, как виды *Calliergon* и *Drepanocladus Sendtneri* (С. Тюремнов [45], стр. 119). *Meesea*-торф выделен в особый тип торфа (С. Тюремнов, l. с., «Классификация видов торфа», 1935), как и торф с *Calliergon trifarium*. Как *Meesea triquetra*, так и *Paludella* часты в торфах Ленинградской области (Г. Ануфриев [3], стр. 111). И на Украине указанные виды более распространены в торфах, чем в растительном покрове. *Meesea triquetra* здесь частый вид. Она образует гипново-осоковый торф с *Meesea* (Д. Зеров [24], стр. 51, 63; Е. Брадис [7], стр. 248). Встречается в торфах и *Paludella*, хотя и реже (Д. Зеров, l. с., стр. 51), а *Calliergon trifarium* вместе с осоками образует торф (Е. Брадис, l. с., стр. 248). В настоящее время *Paludella, Meesea* и, очевидно, *Calliergon trifarium* очень редкие виды на Украине (Д. Зеров [22], стр. 64—65). Например, на северо-западной Украине *Meesea, Calliergon trifarium*, а также *Helodium lanatum* найдены лишь в ископаемом состоянии (Д. Зеров [23], стр. 147). Сокращение роли эвтрофных *Bryales* в настоящее время отмечается и далее на северо-запад и запад. Так, обычные торфообразователи в Финляндии — *Paludella* и некоторые *Callierga* (кроме *C. stramineum*) в некоторых районах этой страны вовсе отсутствуют или редки (Г. Варен [9]). *Calliergon trifarium* и *Meesea triquetra*, редкие в настоящее время, в Бадене (район Боденского озера) являются важными торфообразователями (П. Штарк ([41], стр. 66, 68; 1927, стр. 10 [1]). На прежнее, гораздо более широкое распространение этих мхов здесь указывает и Г. Гамс ([12], стр. 17—18). *Thuidium Blandowii* также сократил свое

---

[1] H. Paul и S. Ruoff (стр. 204) не считают, что в южной Баварии *Calliergon trifarium* сократил свое распространение, но все же признают общее более широкое распространение мха в прошлом.

распространение в Альпах со времени последнего оледенения (Г. Гамс, l. c.).

Из обзоров литературы видно, что из группы эвтрофных мхов по крайней мере для *Paludella, Meesea triquetra, Calliergon trifarium, Thuidium Blandowii* можно говорить о прежнем, более широком их распространении на обширной части их ареала от Украины и Германии до Финляндии и до центральной Сибири. Вероятно, это относится также к *Calliergon giganteum, C. cordifolium, Drepanocladus Sendtneri.*

Причины сукцессий мхов

Каковы же причины сукцессий мхов на севере Сибири? Чтобы ответить на этот вопрос, попытаемся разобраться в причинах сукцессий на болотах вообще. Надо отметить, что данные о растительных сукцессиях гораздо обильнее, чем о сукцессиях флоры. Следует отличать, с одной стороны, сукцессии фитоценозов крупного объема, которые оставляют в залежи след в виде более или менее мощных слоев торфа определенного ботанического состава, и сукцессии мелкого масштаба, запечатлевавшиеся часто в виде маломощных прослоек. Еще К. Вебер ([10], стр. 227—230) считал основной причиной сукцессий крупного масштаба уменьшение запаса минеральных солей при нарастании торфа и ослабление роли грунтовой воды в питании болота за счет увеличения роли атмосферной влаги. Позднее К. Вебер, выдвигая те же причины, еще яснее подчеркивает значение обеднения солями, особенно же четко формулирует роль изменений влажности при заторфовывании водоема (лимническая, тельматическая, террестрическая ступени развития) ([11], стр. 145). Взгляды К. Вебера получили почти всеобщее признание. Его точку зрения поддерживают Г. Пауль и З. Руофф ([36], стр. 75—76), К. Бюлов ([8], стр. 103—105), далее отчасти А. Каяндер ([29], стр. 17—21), из русских исследователей Р. Аболин [2], В. Сукачев [43] и многие другие. Иногда, кроме указанных причин сукцессий, отдельные авторы дополнительно выдвигают другие, как то: состав минерального дна болота, характер депрессии (Г. Пауль и З. Руофф, l. c., стр. 75—76). А. Каяндер (l. c., стр. 47—50) особенно большое значение придает изменениям влажности болот под влиянием изменения общих гидрологических условий. Эти изменения нередко ведут к быстрому и резкому изменению растительности болота.

Некоторые исследователи выдвигают как основную причину микросукцессии изменения климата. Так, Г. Шрейбер ([40], стр. 109—123) связывает развитие слоев торфа с климатическими периодами Блитт-Сернандера. Известный «пограничный горизонт», независимо от того, представляет ли он слой сильно разложившегося торфа, как думают одни, или лишь линию контакта между двумя слоями разной степени разложения, как думают другие, есть безусловно явление климатогенное, хотя мнения, какими именно климатическими изменениями он вызван, различны (Е. Гранлунд [19], Г. Гросс [20], с одной стороны, и К. Вебер и др. — с другой). Е. Раманн ([38], стр. 142) и Л. Аарио ([1], стр. 17) высказываются в общей форме, что образование слоев торфа зависит от естественного развития торфяника, а не от климата.

Сукцессии мелкого масштаба изучались главным образом на олиготрофных сфагновых болотах. Большинство исследователей считает смены, ведущие к образованию кочек и мочежин на болоте, эдафогенными или физиогенными (А. Каяндер [29], стр. 44—47, Л. Пост и Р. Сернандер [42], Г. Освальд [35], стр. 275, Р. Аболин [14], И. Богдановская-Гиенэф [5] и др.). Однако К. Вебер [10] считает причиной образования кочек мелкие колебания климата. От этих же причин

зависит образование мелких прослоек сильно гумифицированного торфа (Д. Герасимов [14], З. Руофф [37], Е. Гринлунд [19]).

Как отмечалось выше, данные о флористических сукцессиях, особенно мхов, весьма скудны. Некоторые авторы выдвигают климат как причину этих сукцессий. Так, причиной исчезновения *Calliergon trifarium, Meesea triquetra, Thuidium Blandowii,* П. Штарк ([41], стр. 67—68), считает потепление климата со времени отступания ледника. П. Штарк (l. c.) полагает, что *Calliergon trifarium* — массовый вид в высоких широтах и является реликтом раннего постплиоцена, когда он достигал максимума распространения. Однако на севере считать его массовым видом не приходится (см. мнение Арнелля у И. Фрю и К. Шретер [48], стр. 366, на котором основываются оба эти автора, а также наши наблюдения на севере Сибири), наибольшая же его встречаемость падает на отложения теплого отрезка послеледникового времени (наблюдения Г. Пауля и З. Руофф в Баварии [36], стр. 204—205, а также наши данные для Сибири). Таким образом, вряд ли имеются основания считать *Calliergon trifarium* особенно холодоустойчивым видом, реликтом холодного периода и видеть причину сокращения его местонахождений, так же как *Meesea* и *Thuidium Blandowii* в изменении климата. Г. Пауль и З. Руофф (l. c.) видят эту причину в сокращении подходящих для *Calliergon trifarium* местообитаний, вследствие естественного хода развития болот, а частью осушки их человеком. В подробный анализ причин эти авторы не входят. Специально рассматривают вопрос о причинах сукцессий болотных мхов Г. Варен ([9], стр. 75—79), и М. Котилайнен ([31], стр. 155—161). Первый считает, что смена эвтрофных мхов олиготрофными при развитии болот зависит от убывания извести. Кроме того, сукцессии мхов объясняются и изменениями влажности. Г. Варен (l. c.) останавливается, впрочем, в основном на двух эвтрофных видах сфагнов — *Sphagnum teres* и *Sphagnum contortum*. М. Котилайнен (l. c.) считает, что поселение *Sphagnum fuscum* при прогрессивном (т. е. в сторону сухости) развитии болота вызывается уменьшением влажности и длительности затопления почвенными водами, непосредственно же — увеличением содержания кислорода. *Sphagnum fuscum* и другие олиготрофные виды сфагнов, живущие на кочках, требовательны к содержанию кислорода в почве, тогда как эвтрофные мхи и осоки мочежин выносливы к бескислородной среде. Для северной Фенноскандии появление бугров, гряд и кочек среди мокрых и ровных болот ряд исследователей связывает с субатлантическим ухудшением климата (В. Ауэр [4], Р. Нордхаген [34], стр. 503; Г. Бооберг [6], стр. 317). Эти повышения микрорельефа послужили местами для поселения менее влаголюбивых сфагновых мхов, особенно *Sphagnum fuscum.*

Подводя итог сказанному, можно установить такие причины сукцессий мхов:

1) Изменения климата. Сюда относятся: деградация холодоустойчивых (?), реликтовых (?) видов в связи с потеплением климата после отступления ледника; появление олиготрофных сфагновых мхов в связи с субатлантическим похолоданием; формирование микрорельефа под влиянием мелких климатических волн; образование прослоек сильно гумифицированного торфа в связи с подобными же волнами; образование пограничного горизонта.

2) Изменения влажности: под влиянием общих гидрологических условий сразу на больших площадях; при заторфовывании озер; при формировании микрорельефа, при эдафогенных сменах.

3) Уменьшение солевого запаса при нарастании торфа, ведущее к смене эвтрофных мхов олиготрофными.

4) Изменение кислородного режима — смена менее аэробных мхов понижений более аэробными мхами кочек.

Перейдем к выяснению причин сукцессий мхов на севере Сибири и одновременно резюмируем вкратце сущность этих сукцессий. Мы различаем мхи, широко распространившиеся на олиготрофных болотах сравнительно недавно, и мхи, сократившие свое распространеиие.

К первым относятся: *Sphagnum balticum, Sphagnum lenense, Sphagnum Angstraemii, Sphagnum Warnstorfii* (три последних обычны в более северных районах), *Sphagnum Lindbergii, Sphagnum Jensenii, Sphagnum angustifolium, Sphagnum fuscum* (три, особенно же два последних, обычны в более южных) и вероятно также слабо распространенные *Sphagnum acutifolium, Sphagnum Russowii* и *Sphagnum Girgensohnii*. Все перечисленные сфагны — олиготрофные, частью мезотрофные. Основная причина их современной кульминации — олиготрофизация болот вследствие накопления торфа, что обычно и для более южных широт. Кроме того, для тех мхов этой группы, которые растут на кочках, большое значение имело формирование этих кочек на мокрых эвтрофных болотах, происходившее в недавний период под действием мерзлотного вспучивания в связи с появлением вечной мерзлоты в торфе. Эти кочки послужили местом поселения для менее влаголюбивых сфагновых мхов. Нечто аналогичное представляет появление *Sphagnum fuscum* в недавний период на болотах севера Феноскандии, особенно Лапландии с ее мерзлыми торфяными буграми (В. Ауэр ([4] и др.). Вместе с олиготрофными мхами распространялись их постоянные спутники — эвритопный *Calliergon stramineum* и малотребовательный *Aulacomnium turgidum*.

Вторая группа — это сфагны, сократившие свое распространение в недавний период: *Sphagnum squarrosum, Sphagnum teres, Sphagnum obtusum, Sphagnum subsecundum, Sphagnum riparium* (на нижней Оби). Все это эвтрофные виды. С развитием болот и уменьшением солевого запаса условия для них ухудшались и их место заняли олиготрофные виды. В еще большей степени это относится к большинству *Bryales*, особенно к высокотребовательным видам: *Meesea*. *Paludella, Calliergon trifarium, Calliergon giganteum*, в меньшей степени к *Drepanocladus vernicosus* и *D. Sendtneri*. Эти виды, по крайней мере в более южных широтах, являются более или менее кальцифильными. К этой же группе принадлежат, вероятно, *Calliergon cordifolium* и *Thuidium Blandowii*. Все эти виды, кроме двух *Drepanocladus*, близки к исчезновению в исследованных районах. Все они, кроме *Thuidium*,— обитатели мокрых понижений на болотах. С образованием кочек в недавний период, кроме условий питания, изменились в невыгодную для них сторону и условия влажности — за счет кочек сократились избыточно влажные местообитания.

Таким образом, установленные здесь сукцессии в основном являются эдафогенными. Их причина — ухудшение солевого питания, частью уменьшение влажности. Те же причины действовали в основном и в остальной части ареала мхов. Только изменение солевого режима может объяснить однонаправленность смен на пространстве от Центральной Европы до средней Сибири. Климатические изменения не могут объяснить этих смен. Во-первых, при резкой разнице в современном, а также в прошлом климате в разных частях ареала повышение (или понижение) температуры неизбежно должно было вести в одних районах к приближению, а в других к удалению от температурного оптимума; иначе говоря, сукцессия одного и того же вида должна была бы итти в разных направлениях, чего, повидимому, не наблюдается. Во-вторых, изученные мхи — в основном бореальные виды (кроме *Aulacomnium turgidum* и *Sphagnum lenense*). Изученные

районы более или менее близки к северной границе их ареала. Поэтому для мхов прогрессивных, распространившихся в недавний период, когда климат ухудшился (а это понижение температуры мы считаем доказанным), следовало бы ожидать регрессивной сукцессии, как реакции на понижение температуры, если бы причиной смены был климат. А между тем мы наблюдаем прогрессивиую сукцессию. Из мхов регрессирующей группы *Sphagnum teres, Sphagnum squarrosum, Sphagnum subsecundum* наибольшего распространения достигают севернее исследованных районов, в более суровом климате [15, 32, 34]. Для них, таким образом, вопрос о регрессе под влиянием ухудшения климата отпадает. Другие виды сфагнов и *Bryales* этой группы, повидимому, все встречаются в настоящее время в исследованных районах, а также севернее (по крайней мере многие из них [39]). Нам кажется, что считать их вымирающими вследствие недавнего ухудшения климата нельзя. Скорее можно говорить о сокращении их встречаемости вследствие потери ряда подходящих местообитаний при естественной эволюции болот. Кроме того, почти все мхи этой группы — обитатели понижений на болотах, защищенных зимою снеговым покровом и вообще более или менее укрытых от ветров. Поэтому вряд ли эти мхи особенно чувствительны к низкой температуре. Мы полагаем, что мхи в целом следует считать холодоустойчивой группой растений и при оценке влияния на них низких температур подходить несколько иначе, чем к более в общем термофильным цветковым растениям.

Мы считаем, таким образом, что при объяснении сукцессий мхов не следует рассматривать изменения климата как непосредственную причину сукцессий. Другое дело — косвенное влияние климата. Мы полагаем, что оно имело место, поскольку ухудшение климата ускоряло олиготрофизацию местообитаний. Можно думать, что во время послеледникового оптимума температуры вечная мерзлота отсутствовала и в торфяниках и в минеральной почве. Почвенные воды были сравнительно активны, вымывание солей в низины, занятые болотами, шло довольно энергично, как и разложение органических остатков, обогащавшее почвенные воды зольными элементами. Последующее похолодание климата привело к появлению вечной мерзлоты, ослаблению деятельности почвенных вод, консервации растительных остатков и обеднению почвенного раствора солями, что привело к быстрому распространению олиготрофных сфагновых мхов.

Возможно предположить, что олиготрофные сфагны в прошлом были распространены на заболачивающейся почве, вне площадей, занятых современными болотами, и что только поэтому их остатки, как правило, отсутствуют в данных слоях торфа. Надо учесть, что некоторые виды сфагнов и сейчас довольно обычны на заболачивающихся почвах на севере Сибири. Однако мало вероятно, что сфагновое заболачивание почвы играло значительную роль в прошлом. Эвтрофность и слабая выщелоченность грунтов мешали в прошлом поселению олиготрофных мхов на этих местах, так же как и на местах современных болот.

Литература

[1] Aario L., Pflanzentopographische und paläogeographische Mooruntersuchungen in N-Satakunta. Fennia, *55*, Nr. 1, 1932.—[2] Аболин Р., Опыт эпигенологической классификации болот, Болотоведение, 1914.—[3] Ануфриев Г., Строение болот Ленинградского района, Труды Научно-исследовательского торфяного института. вып. 9, 1931.—[4] Auer B., Untersuchungen über die Waldgrenzen und Torfböden in Lappland. Communic. ex Instituto questionum forestalium Finlandiae editae, *12*, 1927.—[5] Богдановская-Гиенэф И., Растительный покров верховых болот русской Прибалтики, Труды Петергофского естественно-научного института, Л., 1928.—[6] Booberg G., Gisselasmyren. Norrländskt Handbibliotek, B. XII, Upsala, 1930.—[7]

Брадис Е., Про классификацию видов торфу, Ботаничний журнал АН УССР, т. II, № 2 1941.— [8] Bülow K., Allgemeine Moorgeologie, Handbuch der Moorkunde, Bd. I. 1929.— [9] Warén H., Botanische Entwicklung der Moore, Wissenschaftliche Veröffentlichungen des Finnischen Moorkulturvereins, Nr. 5, 1924.— [10] Weber C., Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augustmal im Memeldelta, 1902.— [11] Weber C., Was lehrt der Aufbau der Moore Norddeutschlands über den Wechsel des Klimas seit der letzten Eiszeit, Ztschr. der Deutsch. Geolog. Gesellsch., Bd. 62, H. 2, 1910.— [12] Gams H., Aus der Geschichte der Flora und Fauna am Bodensee, Schrift. d. Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung, H. 5, 1925 (?).— [13] Герасимов Д., Растительность, строение и история развития торфяного болота «Галицкий Мох» при ст. Редкино Ник. ж. д., Труды опытной торфяной станции, вып. 1, 1923.— [14] Герасимов Д., Материалы к изучению растительного покрова на верховом болоте, Труды Научно-исследовительского торфяного института, вып. 1, 1928.— [15] Gerassimow D., Die Sphagnum-Moose des Urals und Westsibiriens, Beihefte z. Botan. Centralbl., Bd. LII, Abd. B., 1934.— [16] Говорухин В., Растительность бассейна р. Ылыча (Сев. Урал), Труды Общества изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока, т. I, вып. 1, 1929.— [17] Говорухин В., Западный берег Тазовской губы Карского моря, Ученые записки Моск. гос. универ., вып. XIX, 1938.— [18] Городков Б., Вечная мерзлота в Северном крае, Труды Совета по изучению произв. сил, серия северная, вып. 1, 1932.— [19] Granlund E., De svenska högmossarnas Geologi, Sveriges Geologis. Undersöknings Årsbak, 26, 1932.— [20] Gross H., Zur Frage des Weberschen Grenzhorizontes in den östlichen Gebieten der ombrogenen Moorregion, Beihefte z. Botan. Centralbl., Bd. LI, Abt. II, 1933.— [21] Зеров Д., Оліготрофні сфагнові болота північно-західньої частини Коростеньскої округи, Вісти Укр. Інсторфу, вип. I, 1930.— [22] Зеров Д., Нотатки до мохової фльори України, Журн. біо-ботанічного циклу ВУАН, № 3—4, 1932.— [23] Зеров Д., Час та умови развітку сфагнових боліт північно-західної України. Журн. Інституту Ботаніки ВУАН, № 2 (10), 1934.— [24] Зеров Д., Болота УРСР. Рослинність і стратиграфия, 1938.— [25] Зубков А., К вопросу об изменении климата на севере Сибири в послеледниковое время, Труды Полярн. комиссии АН СССР, *5*, 1932.— [26] Кац Н., *Sphagnaceae* Харьковской губ., Журнал Русск. ботан. о-ва, т. 9, 1924.— [27] Кац Н., Болота низовьев Оби, Юбилейный сборник к 70-летию акад. В. Л. Комарова, изд. АН СССР, 1939.— [28] Кац Н., О динамике вечной мерзлоты в низовьях Оби в послеледниковое время, Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы, отд. биологии, т. XLVIII (2—3), 1939.— [29] Cajander A., Studien über die Moore Finnlands, Fennia, *35*, Nr. 5, 1913.— [30] Классификация видов торфа (проект стандарта), Москва, 1935.— [31] Katilajnen M., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens, Wissensch. Veröffentlich. des Finnischen Moorkulturvereins, Nr. 7, 1928.— [32] Кудряшов Л., Некоторые закономерности в распределении сфагновых мхов Европейской части СССР, 1939.— [33] Кузнецов Н., «Лайды» в низовьях р. Енисея, их строение, образование и место в классификационной схеме болотно-лесных образований, Труды Полярной комиссии, вып. 12, 1932.— [34] Nordhagen R., Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation. Norske Vidensk. Akademi i Oslo. I. Matem.-Naturvid. Klasse, 1907, Nr. 1, 1928.— [35] Osvald H., Die Vegetation des Hochmoores Komasse, Svenska Växtsoz. Sällsk. Handlingar, I, Upsala, 1923.— [36] Paul H. u. Ruoff S., Pollenstatistische und stratigraphische Mooruntersuchungen im südlichen Bayern, II. Teil, Berichte der Bayer. botan. Gesellsch., XX, 1930.— [37] Руофф З., Морфология и возраст прослоек в верхней толще сфагнового торфа среднерусских болот, Труды Научно-исследовательского торфяного института, вып. 14, 1934.— [38] Ramann E., Beziehungen zwischen Klima und Aufbau der Moore, Zeitschr. d. Deutsch. geolog. Gesellsch., Bd. 62, H. II. 1910.— [39] Савич Л., Бриологическая поездка на Новую Землю летом 1935, Сов. ботаника, № 4, 1936.— [40] Schreiber H., Moorkunde, 1927.— [41] Stark P., Die Moore des badischen Bodenseegebiets, Bd. I. u. II, Berichte d. Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg, Bd. XXIV, 1925 u. Bd. XXVIII, 1927.— [42] Post L. u. Sernander R., Pflanzenphysiognomische Studien auf Torfmooren in Närke. Livret-guide des excursions en Suède du 11-e Congrès géolog. internat., *14*, Stockholm, 1910.— [43] Сукачев В., Болота, их образование, развитие и свойства, изд. 3-е, 1926.— [44] Тихомиров Б., О лесной фазе растительности севера Сибири, Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. I, 1941.— [45] Тюремнов С., Торфяные месторождения, Гостехиздат, 1940.— [46] Früh J. u. Schröter C., Die Moore der Schweiz, Bern, 1904.

N. J. KAZ

The succession of mosses on the North of Siberia during the post-glacial period

Summary

A comparative study has been carried out on the occurrence of sphagnal mosses and of some *Bryales* in the modern vegetation of the oligotrophic bogs and peat-mosses of the postglacial period[1]. The explored region of Northern Siberia embraces the down-stream of the Ob river up to the Aldan region. The occurrence of mosses in the modern vegetation was established by determining all moss species composing the moss sod — not only the dominating mosses as it is usually practiced. The per cent occurrence of each species to the total number of treated sward was then computed. It is for the first time that the method of an exhaustive analysis of the sod was used by the author for determining the occurrence of mosses in nature. This method provides a more or less objective picture of moss occurrence whereas registration of only dominatig species yields a distorted picture since upon collection of the mosses the attention is intentionally or unvoluntarily focussed on the dominating mosses. In the peat-mosses the per cent occurrence of individual species with regard to the total number of analyses was computed. The comparison of the modern and fossil spectrum indicates the existence of two groups of mosses:

1. Species occuring in the modern vegetation of the oligotrophic bogs more frequently than in the peat. They have widely disseminated rather recently after the last cooling of the climate[2]. Here belong *Sphagnum balticum, Sphagnum lenense, Sphagnum Angstraemii, Sphagnum Warnstorfii* (the last three in the more northern regions), *Sphagnum Lindbergii, Sphagnum Jensenii, Sphagnum angustifolium, Sphagnum fuscum* (the latter three, especially two, commonly in more southern regions). Probably here belong also species of rare occurrence, viz. *Sphagnum acutifolium, Sphagnum Russowii* and *Sphagnum Girgensohnii*. Of the *Bryales* this group includes *Calliergon stramineum* and *Aulacomnium turgidum*.

2. Species occurring more often in peat than in the modern vegetation. They have been previously more widely distributed. Here belong: of the sphagnal species *Sphagnum squarrosum, Sphagnum teres, Sphagnum obtusum, Sphagnum subsecundum, Sphagnum riparium* (the latter on lower Ob), and of the *Bryales: Meesea triquetra, Paludella squarrosa, Calliergon trifarium, Calliergon giganteum*, and to a lesser degree *Drepanocladus vernicosus* and *Drepanocladus Sendtneri*, and probably *Calliergon cordifolium* and *Thuidium Blandowii*. Many of these species are now close to extinction. The species of this group are eutrophic, and most of the *Bryales* species are very exigent.

The principal cause of these successions is improverishment of the peat-mosses in ash elements in the course of their natural development and, in part, the initiation of more dry habitats. The changes of the climate have played but an indirect rôle, since with the decrease of the temperature eternal gelation appeared in the peat-mosses, and this has reduced the activity of the soil waters and of the lixiviation processes; it favoured the accumulation of the plant residues and impoverishment of the soil solution in ash elements. There are no grounds to attrihute the succession of the mosses to the direct influence of the climate.

[1] The greater part of the cover has formed during a warmer period than the modern one. The upper layers of peat should be related to the time of aggravation of the climate which corresponds, to a greater or lesser degree, to subatlantic cooling.

[2] Like with the next group of mosses we imply here not the change of the areal, but rather the extension of the area within the former.

Е. М. ЛАВРЕНКО, С. С. СОБОЛЕВ и Г. И. ИВАНОВ[1]

Об условиях нахождения *Lunaria rediviva* L. в Сумской области УССР

E. M. LAVRENKO, S. S. SOBOLEV and G. I. IVANOV

On the conditions of occurrence of *Lunaria rediviva* L. in the Sumy district of the Ukrainian SSR

(Получено 24. IV. 1944)

Лунник — *Lunaria rediviva* — принадлежит к европейскому роду *Lunaria*, насчитывающему всего три вида (Н. А. Буш [2]).

По А. Thellung, *L. rediviva* принадлежит к числу европейских горных флористических элементов. Распространение этого вида охватывает в основном среднюю Европу: на запад — до центральной Франции, Пиренеев, Португалии; на юг — до Италии, Югославии, Трансильвании, средней Бессарабии и приднепровской части лесостепной Украины; на север — до южной части Бельгии, северной Ютландии, южной Швеции, Эстонской ССР, Могилевской, Калининской, Московской, Горьковской областей, Чувашской АССР (Чебоксары — самое восточное месторождение вида); на восток — до Тульской и Орловской (Жиздринский район) областей[2]. В пределах Европейской части СССР лунник встречается спорадически [8, 9, 5]. А. Thellung несомненно ошибочно указывает лунник для Западной Сибири. Лунник занесен также в Северную Америку.

Местонахождение у с. Юнаковки Сумской области, о котором далее идет речь, является изолированным от более сплошного ареала *Lunaria rediviva*. Для этого же района левобережной лесостепи Украины, занимающей юго-западный склон Среднерусской возвышенности, Ю. Д. Клеопов [3] указывает два изолированных местонахождения этого вида в Харьковской области: с. Стецьковка — с. Иволжино и с. Журавное. Никаких более подробных данных об этих местонахождениях Ю. Д. Клеопов не приводит[3].

В настоящей заметке мы приводим краткое описание условий, при которых был найден лунник (*Lunaria redivila* L.) на крайнем юго-востоке своего распространения.

Лунник был найден в восьмом квартале Юнаковской дачи Сумского лесничества, в 23 км к северо-востоку от г. Сумы и в 8 км к югу

---

[1] Е. М. Лавренко написаны разделы об ареале *Lunaria rediviva* L. и условиях местонахождения его в Западной Европе; Г. И. Ивановым и С. С. Соболевым описаны в 1927 г. почвы и пробные площади. Выводы написаны совместно С. С. Соболевым и Е. М. Лавренко, остальные части статьи — С. С. Соболевым

[2] В последнем издании известной «Флоры средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского [6] лунник приводится также для Куйбышевской области; вероятно, имеется в виду ее приволжская часть (правобережье Волги).

[3] К. М. Залесский в работе «Первые сведения о флоре Сумского уезда Харьковской губернии» (Труды Об-ва испытателей природы Харьковского университета, т. XLVII, вып. 1, Харьков, 1914) не указывает *Lunaria rediviva*; таким образом, это растение здесь найдено в 1927 г. Г. И. Ивановым и С. С. Соболевым.

от районного центра Сумской области УССР — м. Юнаковки. Место находки определяется 4° 42′ восточной долготы (от Пулкова) и 51° 03′ северной широты.

Юнаковская дача, вместе с прилегающими дачами Сумского лесничества — с юга — Никольской и с запада — Иволжанской,— составляют один крупный лесной массив, площадью 11,5 тыс. га, расположенный по правому берегу р. Псел. Правый берег Псла сильно изрезан древними балками, которые, смыкаясь вершинами, разделяют водораздельные пространства седловинами на ряд гребней и холмов останцев. Лишь изредка в прибрежной полосе Псла сохранились водораздельные останцы с плоскими вершинами (плато). Местность сложена песками палеогена, подстилаемыми мелом. Мел обнажается только в обрывах берега Псла и в карьерах. Над мелом залегают палеогеновые пески харьковского и полтавского ярусов. Пески плащеобразно покрыты лёссовидным суглинком, повидимому делювиально-элювиального происхождения. Этот покровный лёссовидный суглинок служит обычно почвообразующей породой; только на крутых, обычно южных, склонах и на узких водораздельных гребнях покровного суглинка нет, а на поверхность выходят пески палеогена, которые и являются здесь материнской породой почв.

В почвеном покрове описываемого района преобладают серые лесные почвы (оподзоленные почвы лесостепи). На лёссовидных суглинках плато и водораздельных гребней преобладают темносерые лесные почвы, в нижних частях склонов и по дну балок — серые и светлосерые лесные почвы. На палеогеновых песках, наряду со светлосерыми лесными почвами, встречаются и достаточно типичные подзолистые (т. е. первично подзолистые) почвы.

Лесной массив вдоль Псла представляет нагорную дубраву с преобладанием в первом ярусе дуба и ясеня. В более молодых насаждениях — низкоствольниках — преобладает дуб, в старых высокоствольниках — ясень. Часть насаждений в Юнаковской даче, где был найден лунник, представляет собой прекрасное столетнее насаждение семенного ясеня и дуба. Это насаждение расположено далеко от населенных пунктов и до революции принадлежало Софрониевскому монастырю; поэтому здесь не было выпаса скота и лес находился в наиболее сохранном виде. Прилегающая с юга Никольская дача, некогда принадлежавшая князю Голицыну, перед изданием лесоохранительного закона 1888 г. была вырублена и в момент обследования была покрыта 50—60-летним дубовым низкоствольником. Повидимому, здесь произошла смена пород. Порослевой дуб вытеснил ясень. В настоящее время, благодаря отдаленности населенных пунктов, в описываемой части Юнаковской дачи выпас также не производился, что способствовало сохранности подлеска и травяного покрова.

В местах находок лунника были заложены пробные площади от 1,15 до 0,5 га каждая; на пробных площадях пересчитывались и обмерялись все деревья, определялся средний диаметр, высота и возраст яруса, закладывались и описывались почвенные шурфы. Кроме того, на каждой пробной площади производился учет подлеска (по количеству кустов) и закладывались учетные площадки, на которых пересчитывались все встреченные травянистые растения и вычислялся процент участия каждого вида в общем количестве растений на учетной площадке.

Результаты этих исследований приведены в табл. 1 и 2.

Рассматривая табл. 1, видим, что насаждения имеют сложное строение. В первом ярусе, как правило, преобладает, а иногда безраздельно господствует ясень. Кроме дуба, в первом ярусе участвуют клен остролистый, ильм и липа. Во втором ярусе преобладает клен

ТАБЛИЦА 1

Характеристика насаждений, в которых была найдена *Lunaria rediviva* L. (данные пробных площадей)

№№ пробных площадей	Состав первого (числитель) и второго (знаменатель) ярусов	Возраст (лет)	Средняя высота (м)	Средний диаметр (см)	Бонитет	Подлесок	Местоположение и почва
20	3 Д 7 Яс ед. Лп / 8 Ко 1 Ил 1 Лп ед. Кп	108 / —	30.6 / 16.8	40.4 / 15.2	I	Вырублен	Плато (водораздельный гребень). Темносерая лесная почва на покровном суглинке
15	3 Д 5 Яс 2 Ко ед. Ил. Лп / 9 Ко 1 Ил ед. Лп	112 / —	31.1 / 20.3	41.8 / 22.2	I	10 Бер. евр., ед. Бер. бор.	Верхняя треть южного склона балки. Подзолистая почва на палеогеновом песке
17	9 Яс 1 Д / 10 Ко ед. Лп	112 / —	34.1 / 19.9	42.5 / 20.1	I	9 Бер. евр. 1 Кт.	Верхняя треть северного склона балки. Темносерая лесная почва на покровном суглинке
21	10 Яс / 6 Ко 2 Лп 2 Ил	108 / —	30,3 / 18.3	42.2 / 17.4	1	3 Бер. евр. 7 Бер. бор.	Верхняя треть северного склона балки. Северная лесная почва на покровном суглинке
18	4 Д 4 Яс 2 Ил 2 Ко / 9 Ко 1 Ил ед. Лп. Кп	112 / —	30.7 / 20.7	45.1 / 20.0	I	9 Бер. евр. 1 Лещина	Нижняя треть северного склона балки. Светлосерая лесная почва на покровном суглинке

Д — дуб; Яс — ясень; Лп — липа; Ко — клен остролистный; Кп — клен полевой; Кт — клен татарский; Ил — ильм; Бер. евр. — бересклет европейский; Бер. бор. — бересклет бородавчатый; ед. — единичный

ТАБЛИЦА 2

Характеристика травянистого покрова насаждений, в которых найдена *Lunaria rediviva* L. (данные в процентах от общего числа растений на пробных площадях)

Названия растений	№№ пробных площадей				
	20	15	17	21	18
Lunaria rediviva L.	4.3	10.2	28.9	24.2	3.3
Aegopodium podagraria L.	—	21.7	6.3	—	48.3
Asarum europaeum L.	0.8	0.6	—	11.4	6.2
Pulmonaria officinalis L.	2.1	2.7	0.3	—	3.8
Glechoma hederaceum L.	37.8	18.1	4.5	1.5	9.0
Stellaria holostea L.	25.2	24.3	—	—	13.3
Polygonatum sp.	0.8	0.1	—	—	—
Mercurialis perennis L.	—	4.2	—	—	3.3
Dryopteris sp.	—	0.1	0.7	5.3	0.8
Geranium Robertianum L.	—	—	—	—	0.8
Geum urbanum L.	1.7	1.5	6.1	8.3	1.2
Urtica dioica L.	18.9	5.3	53.2	41.7	5.4
Неизвестное растение (в вегетативном состоянии)	8.0	10.8	—	7.6	4.6
Злаки	0.4	0.4	—	—	—

остролистный. В подлеске господствует бересклет европейский с незначительным участием бересклета бородавчатого, а иногда с участием лещины и клена татарского. В почвенном покрове шурфы обнаружили темносерые, серые и светлосерые лесные почвы на покровном суглинке, а в одном случае (пробная площадь № 15) — подзолистую почву на палеогеновом песке.

По характеру древостоя описанные насаждения относятся к типу наиболее древних западных дубрав на суглинках или к грудам. По Е. В. Алексееву ([1], стр. 48), «груды — типы смешанных насаждений из твердых лиственных пород; в них почти равноправны: дуб, ясень, остролистный клен, липа и граб». В наших условиях из состава древостоя выпал только граб.

Эти груды при сплошных рубках не отличаются устойчивостью; как мы указывали выше, в низкоствольниках почти безраздельно господствует дуб, и здесь в порослевых дубняках нам ни разу не удалось уже встретить *Lunaria rediviva*. Повидимому, смена растительности коснулась и лунника, который при смене древесного полога не выдержал конкуренции других растений.

Для сравнения приведем указания относительно условий местонахождения этого вида в Западной Европе (по A. Thellung [9]). Наиболее часто лунник встречается в горах в буковых лесах у их верхней границы распространения, но поднимается и выше, в пределы смешанных (буково-еловых) и еловых лесов, а в Альпах даже в пределы субальпийских лесов. Довольно обычен также в лесах балтийского побережья; редко встречается в составе дубовых лесов. Лунник довольно часто встречается также на покрытых перегноем утесах во влажных, тенистых ущельях, преимущественно на склонах северной экспозиции; здесь он обычно растет вместе с папоротниками (*Scolopendrium vulgare, Cystopteris fragilis*) и другими растениями. Вообще — это растения влажных и тенистых мест. Признаками приспособления лунника к обитанию в условиях фитоклимата влажных лиственных лесов являются тонкие, большие, плоские листья.

Юнаковское местонахождение лунника также приурочено к густым и тенистым, но иным по составу — ясеневым или дубово-ясеневым лесам.

Рассматривая почвенную карту УССР или Европейской части СССР, мы видим, что это нахождение *Lunaria rediviva* приурочено к крупно-

му изолированному массиву серых лесных почв, а именно к Сумскому массиву (С. Соболев [7], стр. 49). Интересно также отметить, что при детальных обследованиях здесь найдены светлосерые лесные почвы и даже первичные подзолистые почвы на палеогеновых песках. Все указанное свидетельствует о древности процесса оподзоливания и заставляет рассматривать это местонахождение *Lunaria rediviva* как один из древних рефугиумов (Е. М. Лавренко [4, 5], откуда лесная растительность распространилась на более широкие пространства.

В связи с этим следует отметить, что Н. А. Буш [1] относит *Lunaria rediviva* к числу «древних (третичных) лесных типов», а Ю. Д. Клеопов [3] к группе «рисс-вюрмских реликтов лесостепи», произрастающих «даже в дважды эрратических районах лесной области», т. е. в районах, дважды подвергавшихся оледенению, куда эти виды проникли уже в голоцене.

Литература

[1] Алексеев Е. В., Типы украинского леса. Правобережье, 2-е изд., Киев, 1928.— [2] Буш Н. А., *Cruciferae*. Флора СССР, т. VIII. М.—Л., 1939.— [3] Клеопов Ю. Д., Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР, Сб. Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1, М.—Л., 1941.— [4] Лавренко Е. М., Нарис рослинности України, «Грунти України», Харків, 1930.— [5] Лавренко Е. М., История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений, Сб. Растительность СССР, том I, изд-во. Ак. Наук СССР, 1938.— [6] Маевский П. Ф., Флора средней полосы Европейской части СССР, 7-е изд., под ред. акад. В. Л. Комарова, М.—Л., 1940.— [7] Соболев С. С., Почвы Украины и степного Крыма, Сб. Почвы СССР, т. III, М., изд-во Ак. Наук СССР, 1939.— [8] Шмальгаузен И., Флора средней и южной России, Т. I, Киев, [1895.—[9] Thellung A., *Cruciferae* in G. Hegi, Illustrierte Flora von Mittel-Europa, IV, 1. Teil.

Ф. Я. ЛЕВИНА

Современные процессы заболачивания и торфяники Ферганской долины

F. J. LEVINA

Modern processes of swamping and the peat-masses of the Fergan valley

(Получено 27. X. 1943)

Настоящая статья заключает произведенные автором наблюдения[1] над процессами заболачивания в пределах ирригационной сети некоторых участков Ферганской долины.

Ферганская долина представляет собою депрессию, окруженную с севера, востока и юга горными сооружениями Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Рельеф ее довольно рассеченный, имеются мертвые долины значительных размеров, а также ряд более мелких депрессий различных глубин. В условиях довольно резко выраженного отрицательного рельефа Ферганской долины, при наличии здесь относительно повышенного уровня грунтовых вод и суглинистых аллювиальных водонепроницаемых пород, подстилающих ложа рек и ирригационную сеть, обеспечивается водный баланс долины, несмотря на громадную инсоляцию и связанную с ней интенсивность испарения.

Однако несистематический и недостаточно тщательный уход за огромной ирригационной сетью приводит к развитию здесь заиливания вод, зарастанию их травянистой растительностью, т. е. к развитию процессов заболачивания. В условиях эвтрофного водно-минерального (илистого) питания и имеющегося максимума солнечного воздействия как речные плесы, так и арычная сеть зарастают типичными гидрофильными элементами, свойственными первичным процессам заболачивания. Многие из поселяющихся здесь растительных форм являются типичными индикаторами процессов заиливания.

Естественный интерес к растительному покрову исследованных участков Ферганской долины подчеркивается тем обстоятельством, что не только в данном районе, но и вообще в Средней Азии недостаточно изучена растительность низменностей, в частности речных долин. Коровин [2] пишет, что «...растительность низменностей затрагивалась изучением во вторую очередь; в последнюю очередь ботаники обращали внимание на растительность речных долин и озер».

В работе Кнорринг и Минквиц [1], посвященной Андижанскому району, мы не находим почти никаких материалов о растительности долинных ландшафтов.

Общий характер растительного покрова речных пойм, саев и арычной сети в основном довольно однообразный. С экологической точки

[1] В Андижанском районе в окрестностях кишлака Хакен; близ ж.-д. станций Андижан II, Зеленый Мост, Байток (Избаскентский район) и Суфи-кишлак близ станции Грунч-Мазар (Джалял-Кудукского района) Андижанской области. В настоящее время нами производится обработка (ботанический и пыльцевой анализ) торфов Джалял-Кудукского месторождения.

зрения господствующими являются гидро- и гигрофильная, а также мезогидрофильная группы растений, преимущественно многолетников корневищного типа. С фитоценологической точки зрения рассматриваемый растительный покров представлен лугово-болотными и главным образом болотными комплексами фитоценозов. Поскольку болотная растительность и по занимаемой площади является господствующей, анализ даем только этим фитоценозам. В эти комплексы болотных фитоценозов включаем и растительность собственно водоемов — речного плеса и водных пространств саев и арычной сети.

Общий характер флоры и растительности болотных группировок довольно однообразный, подчас тривиальный, свойственный водным бассейнам Европейской части СССР, Казахстана и Сибири. Наиболее типичными, широко распространенными являются следующие компоненты болотных фитоценозов. Это гигрофиты: тростник — *Phragmites communis*, приближающийся к полукосмополитам, характеризующийся, как известно, чрезвычайно широкой экологической амплитудой своего распространения; эриантус — *Erianthus purpurascens* — среднеазиатско-средиземноморский мезогидрофильный вид, встречающийся кроме того на Кавказе. Тростник и эриантус, слагающие первые ярусы фитоценозов, имеют явно ландшафтное значение в Ферганской долине. Из других злаков местами довольно часто встречается еще вейник — *Calamagrostis epigeios*, *Glyceria plicata*, *Imperata cylindrica*. Последние два растения обычно встречаются в условиях заиления. [Подробности об ареалах и экологии *Erianthus* и *Imperata cylindrica* см. в статье П. Н. Овчинникова в журн. Советская ботаника № 3, 1940.— Редакция]. Весьма интересными являются еще злаки — *Arthraxon Langsdorfii* и *Apluda inermis*. Первый из них характеризуется средне-юго-восточноазиатским ареалом (в Средней Азии известен лишь для Прибалхашья и Тянь-Шаня, в Узбекистане встречается в Ташкентской и Ферганской областях [6]). Второй является эндемиком Ферганской долины, имеет очень ограниченный ареал — Андижан — Коканд [6]. Из осоковых широко представлены виды *Scirpus*. Здесь находят себе место как типично среднеазиатские виды, так и евразиатские. Первые представлены видами *Scirpus mucronatus*, *Scirpus melanospermus*, вторые такими видами, как *Scirpus maritimus* (s. l.), *Scirpus triqueter*, *Scirpus Tabernaemontani*, *Scirpus lacustris*. Однако наиболее распространенными являются *Scirpus Tabernaemontani*, *Sc. mucronatus*, *Sc. triqueter*, *Sc. maritimus* v. *compactus*, *Sc. maritimus* v. *affinis*; меньшее распространение имеют *Scirpus melanospermus* и *Sc. lacustris*. Кроме того, очень часто встречается меч-трава — *Cladium mariscus*, характерная для южной части Средней Азии.

Особая роль принадлежит в процессах заболачивания группе гидро- и мезогидрофильных осок корневищных и дерновинных. В условиях европейско-азиатских торфяников лесной и лесостепной зоны осоки являются основными эдификаторами комплексов ассоциаций. Как известно, имеется ряд осок — индикаторов заиленных условий местообитания, как например *Carex acutiformis*, *Carex riparia* и некоторые другие; имеются осоки — индикаторы грунтовых вод, как *Carex paradoxa*, *Carex diandra*, *Carex lasiocarpa*, *Carex caespitosa* и другие.

Все эти осоки, типичные для низинных эвтрофных торфяников [4], составляют там основную растительную массу травяного покрова. Однако здесь, в условиях Ферганской долины, осоки занимают явно подчиненное положение, встречаясь по краям болотец в незначительных количествах. Осоки здешних заболоченных побережий плесов, арыков и болотец между рисовыми полями в мелких депрессиях представлены видами *Carex acutiformis*, *Carex riparia* и *Carex songorica*, а также некоторыми другими. Рогозовые, род *Typha*, представлены

несколькими широко распространенными видами. Это — *Typha Laxmanni, T. angustifolia, T. latifolia* и *T. minima*. Характерно, что все эти виды, исключая *Typha minima*, обычны для наших европейских (северных и южных) районов. Наиболее широкое распространение имеют *Typha angustifolia* и *Typha latifolia*. Что касается *Typha Laxmanni*, то, как известно, он встречается значительно реже, главным образом в юго-восточной части РСФСР. Из ситниковых остановимся на *Juncus brachytepalus*, типично среднеазиатском виде, аналогичном по характеру местообитания нашему европейскому *Juncus effusus*. Из других однодольных характерными для болотных группировок являются еще сусак — *Butomus umbellatus*, частуха — *Alisma plantago-aquatica*, ежеголовник — *Sparganium polyedrum*, обладающие широкими евразиатскими ареалами.

Резко отличается от трех последних стрелолист — *Sagittaria trifolia*, представляющий типично средне-южноазиатский вид, аналогичный в своем экологическом распространении европейскому *Sagittaria sagittifolia*.

Таким образом, из числа однодольных мы остановились на наиболее широко распространенных гигро- и гидрофильных элементах, обладающих микроландшафтным значением, как то: *Phragmites communis, Erianthus purpurascens, Cladium mariscus;* виды родов *Typha, Scirpus;* ежеголовник — *Sparganium polyedrum*, частуха — *Alisma plantago-aquatica*, стрелолист — *Sagittaria trifolia* и др.

Здесь специфически интересными, как компоненты со среднеазиатским ареалом, являются *Sagittaria trifolia, Typha minima, Scirpus mucronatus, Scirpus melanospermus, Juncus brachytepalus*. Особое значение имеют *Erianthus purpurascens, Imperata cylindrica, Arthraxon Langsdorfii* и *Apluda inermis*.

Из двудольных (кстати сказать, слабо представленных) к наиболее характерным мезогигрофильным элементам следует отнести такие, как *Sium lancifolium, Mentha longifolia, Lythrum salicaria, Lysimachia vulgaris, Glycyrrhiza glabra*, лианы — *Calystegia sepium, Cynanchum acutum* и некоторые другие, обвивающие собой эриантус, тростник и меч-траву, затем *Lycopus europaeus, Teucrium scordium, Inula britannica* и другие. Все названные виды, кроме *Mentha longifolia*,— типичные представители европейских болотных группировок.

Большое распространение имеют виды урути — *Myriophyllum spicatum* и *M. verticillatum*, широко распространенные также и в европейских водоемах. Интересным является присутствие в воде арыков насекомоядного — *Utricularia vulgaris*, также довольно частого обитателя наших европейских водоемов.

Переходим к группе чисто гидрофильных компонентов, растущих в воде. Здесь мы встречаем следующих представителей: из рдестовых — *Potamogeton pusilius, P. perfoliatus, P. pectinatus, P. nodosus, P. lucens* и некоторые другие,— почти все изобилующие и в наших европейских водоемах; из наядовых здесь обычен *Najas minor*.

Низшие чрезвычайно широко представлены такими зелеными водорослями, как *Chara* sp., местами почти целиком заполняющая собой воду арыков, *Spirogyra* sp., а также *Cladophora* sp.[1]. В более мелких арыках с краев часто встречается *Enteromorpha* sp.

Обилие *Cladophora* sp., представляющей собою прекрасное сырье для выработки хороших сортов бумаги, должно обратить на себя соответствующее внимание местных хозяйственных организаций.

Совершенно особую роль отводим весьма немногочисленной группе

[1] К сожалению, отсутствие литературы лишило нас возможности определить эти водоросли до вида.

папоротникообразных, представленных в Ферганской долине пятью видами. Это — настоящие папоротники, к которым относится болотный папоротник — *Dryopteris thelypteris* и водяные папоротники — *Marsilia quadrifolia* и *Salvinia natans*. Хвощевые представлены двумя видами: *Equisetum ramosissimum* и *Equisetum arvense*.

Болотный папоротник — *Dryopteris thelypteris* — элемент бореальной флоры, связанный с лесной и лесостепной зонами. *Marsilia quadrifolia* характеризуется средне-южноевропейским, юго-восточноазиатским ареалом. В Средней Азии марсилия встречается на Памиро-Алае, в Ташкентской и Ферганской областях [6]. Если обратиться к хвощам, то интересен *Equisetum ramosissimum* своей необыкновенно широкой экологической амплитудой. Он обычен в условиях засушливых местообитаний; часто он встречается и в условиях, явно обводненных, являясь, таким образом, ксеромезогидрофильной формой.

Не останавливаясь на ряде других растений эдификаторного значения, отмечаем наблюдаемый здесь интересный с ботанико-географической точки зрения стык различных флористических элементов. С одной стороны, здесь мы встречаемся со значительным количеством, как об этом уже упоминалось, почти тривиальных форм, свойственных бассейнам лесной, степной и пустынной зон Евразии. С другой стороны, здесь же, тесно контактируя с представителями названной группы, находят себе место формы бореальные, как *Dryopteris thelypteris, Triglochin palustris* и др. И, наконец, здесь же имеются столь интересные элементы субтропической флоры, как древнереликтовая *Marsilia quadrifolia, Salvinia natans* и современные субтропические эриантус, императа, артраксон. Такое многогранное контактирование элементов флоры в болотных фитоценозах вызывает к себе естественный интерес. Вместе с тем это явление ищет своего объяснения, хотя ответ в основном общеизвестен. Реки разнообразят, обогащают флору речных долин и в то же время в известной степени нивелируют их видовой состав. С другой стороны, каждая из зон накладывает еще и свой зональный отпечаток на характер флоры данного водоема. Как уже отмечалось, здесь в Средней Азии мы наблюдаем рядом с обычными тривиальными гидрофильными, как *Phragmites communis, Scirpus lacustris*,— субтропические и бореальные элементы флоры вместе с такими характерными аборигенами, как *Scirpus mucronatus, Juncus brachytepalus, Carex songorica, Apluda inermis* и др.

По своей экологии все вышеприведенные растения являются в основном типичными индикаторами процессов заиливания, заболачивания. Значительное количество из этих растений обусловливает в любой зоне (Ленинградской, Черниговской, Днепропетровской, Киевской, Андижанской областях) процессы заболачивания водоемов. Среди них пионерами заболачивания являются такие эвгидрофиты, как виды рдестов — *Potamogeton*, урути — *Myriophyllum*, наясы — *Najas* sp. и другие и зеленые водоросли. В основном, многие из этих растений приближаются к типу, близкому к полукосмополитам.

Перейдем к рассмотрению фитоценозов, в которые группируются в тех или иных условиях водоемов и в прилегающих к ним микрозонах все только что проанализированные растения, заболачивающие водоемы Ферганской долины. Здесь мы наблюдаем ряд комплексов, включающих в себя группы ассоциаций. Вот эти группы ассоциаций, начиная от плеса рек и водной толщи арычной сети:

I — *Potamogetonetum*, II — *Phragmitetum* и III — *Scirpetotyphaetum*.

I. Potamogetonetum слагается двумя группами ассоциаций:

Первая группа

а) *Potamogeton pectinatus* + *Potamogeton perfoliatus* + *Myriophyllum spicatum*.

б) *Potamogeton pectinatus* + *Potamogeton pusillus* — *Cladophora* sp.

в) *Potamogeton pusillus* + *Potamogeton perfoliatus* + *Sagittaria trifolia*—*Cladophora* sp.+ *Chara* sp.

г) *Potamogeton pusillus* + *Myriophyllum verticillatum* + *Najas minor* — *Chara* sp.— *Spirogyra* sp.

В этой группе ассоциаций, как видим, эднфнкаторамн являются рдесты, уруть и из отдела низших зеленые водорослн — *Cladophora* sp., *Chara* sp., *Spirogyra* sp.

Вторая группа

а) *Potamogeton lucens* + *Myriophyllum spicatum* + *Myriophyllum verticillatum* + (*Utricularia vulgaris*) — *Chara* sp.

б) *Potamogeton lucens* + *Potamogeton perfoliatus* + *Myriophyllum verticillatum* + *Myriophyllum spicatum* + *Utricularia vulgaris.*

в) *Potamogeton nodosus, Marsilia quadrifolia* — *Chara* sp.

Обе прнведенные группы являются весьма характерными, широко распространенными в условиях обильного обводнения. Эта группа ассоцнацнй типично амфнбнйная [3].

Остановнм свое вннманне на *Marsilia quadrifolia.* Она растет, давая иногда довольно густые заросли не только в воде, но часто и на почти высохших или слабо обводненных участках рисовых полей.

II. *Phragmitetum* слагается следующей группой ассоцианций:

а) *Phragmites communis* + *Scirpus lacustris* + *Cladium mariscus* + *Sium lancifolium.*

б) *Phragmites communis* + *Typha angustifolia* + *Cladium mariscus.*

в) *Phragmites communis* + *Erianthus purpurascens* + (*Calystegium sepium* + *Cynanchum acutum*) + *Typha angustifolia.*

г) *Phragmites communis* + *Typha Laxmanni* + *Scirpus Tabernaemontani* + *Marsilia quadrifolia.*

д) *Phragmites communis* + *Typha angustifolia* + *Cladium mariscus* + *Dryopteris thelypteris.*

е) *Phragmites communis* + *Cladium mariscus* + *Dryopteris thelypteris* + *Sium lancifolium.*

Последние из приведенных ассоцнацнй являются небезынтересными. Здесь мы наблюдаем характерное контактнрованне полукосмополнта *Phragmites communis* с *Marsilia quadrifolia, Erianthus purpurascens* н *Dryopteris thelypteris.* Эта группа ассоциацнй в основном располагается в условиях постоянного поверхностного обводнення. Она находнтся обычно в болотцах в небольшнх довольно глубоких депрессиях между рисовыми полями; реже с краев — по берегам более широких заболоченных арыков н на заболоченных, засоренных (упомянутыми гидрофильнымн элементами) рисовых полях.

III. *Scirpeto-typhaetum* довольно широко представлена, слагается следующими ассоцнацнями:

а) *Scirpus mucronatus* + *Scirpus maritimus* v. *compactus* + *Typha Laxmanni* + *Sagittaria trifolia.*

б) *Scirpus mucronatus* + *Scirpus triqueter* — *Scirpus maritimus* v. *compactus* + *Typha Laxmanni* + (*Alisma plantago-aquatica*).

в) *Scirpus Tabernaemontani* + *Scirpus maritimas* v. *compactus* + *Typha Laxmanni* + *Scirpus lacustris.*

г) *Scirpus Tabernaemontani* + *Scirpus triqueter* + *Scirpus mucronatus* + *Typha angustifolia* + (*Sagittaria trifolia*).

д) *Scirpus mucronatus* + *Scirpus maritimus* v. *affinis* + *Marsilia quadrifolia* + (*Butomus umbellatus*).

В этой группе ассоциаций основной аспект создается видами камыша, главным образом *Scirpus Tabernaemontani, Scirpus mucronatus, Scirpus maritimus* v. *compactus* и *Scirpus maritimus* v. *affinis.* Характерным экологическим условием является здесь известная подвижность водного баланса. Мы встречаем ассоцнацин этой группы на заболоченных участках рисовых полей с достаточным количеством поверхностной воды, а подчас и на участках, совершенно лишенных воды с поверхности, с обнаженным темным жирным илом, нздающим непрнятный запах гниения, обеспечиваемого активнейшей деятельностью богатой бактериальной флоры. Эта группа ассоциаций наиболее часто нами была наблюдаема в условиях обитания рисовых полей. Подчас недостаточно тщательная обработка рисовых полей, отсюда плохая аэрация водной поверхности представляет как раз тот комплекс необходимых экологических условий, которые стимулируют развитие ассоциаций группы *Scirpeto-Typhaetum.*

Мы не приводим данных для характеристики ассоциаций осоковых, поскольку значение их в процессах заболачивания в местных условиях явно ограниченное.

Таким образом, как видим, все три группы комплексов ассоциаций являются весьма своеобразными по своему флористическому и ботанико-

географическому характеру. Каждая из них развивается в довольно четко выраженных условиях местообитания, каждая из них является типичной для творимых ею процессов заболачивания.

Небольшие болотца, поросшие комплексами ассоциаций *Phragmitetum* и *Scirpeto-Typhaetum*, напоминают нам ландшафтно аналогичные болотца Черниговского Полесья, плавни Днепра, Дона. Однако, фиксируя внимание на совершающихся в этих болотцах процессах заболачивания, мы отмечаем следующие специфические явления, свойственные данной пустынной зоне и полностью отвлекающие нас от дальнейших аналогий с европейскими эвтрофными минеральными болотами.

Там, в лесной зоне, в лесо-степной европейско-азиатской СССР мы органически связываем совершающиеся процессы заболачивания с явлениями торфообразования. Постоянное избыточное увлажнение грунтовой водой, достаточное атмосферное увлажнение, недостаточная аэрация, довольно низкая температура почв и грунтовой воды, слабая испаряемость и, наконец, довольно бедная бактериальная флора приводят к формированию торфа и росту в нашу эпоху торфяников.

Совершенно иной комплекс экологических условий находит себе место здесь в Средней Азии в условиях развития болотец Ферганской долины, иногда питающихся в основном ирригационными водами. Сравнительно не столь высокая насыщенность водой, отсутствие постоянной избыточности увлажнения, отсюда лучшие условия аэрации, очень интенсивная инсоляция, довольно высокая температура почвы и воды, богатейшая бактериальная флора, интенсивнейшим образом разлагающая остатки растений, здесь в наше современье обычно не приводят к образованию торфа и его накоплению. Здесь нам почти не приходилось наблюдать процессов торфообразования.

Таким образом, констатированные нами в Ферганской долине в массе процессы заболачивания речных плесов и ирригационной сети, четко отображаемые растительными комплексами, не идентичны аналогичным процессам заболачивания лесной, лесо-степной зон Евразии. Своя, резко своеобразная, специфика экологических условий пустынной зоны придаёт не менее специфический характер совершающимся здесь процессам заболачивания.

Однако недавно стало известным [3] наличие торфяников в условиях долинных ландшафтов Ферганской долины. Как связать наличие этих торфяников со всем только что изложенным? Крылов в небольшой работе, изданной Узбекским филиалом Академии Наук СССР, дает нам следующий интересный материал. Оказывается, что в Узбекистане имеется несколько тысяч гектаров торфяников, случайно обнаруженных в последние годы при строительных ирригационных работах. Согласно Крылову, в Узбекистане имеются торфяники в Ферганской долине, Приташкентском районе, а также по левому берегу реки Сурхан-Дарьи. В работе Крылова находим данные о глубинах залегания торфа в каждом из названных им месторождений. В работе приводятся материалы, характеризующие качество торфов со стороны их влажности, зольности и калорийности.

Особый интерес приобретают торфяники Кокандского района в 7 км на юго-запад от ст. Коканд, находящиеся, по Крылову, на конусе выноса р. Сох. Здесь площадь торфяника достигает 154 га, средняя мощность залегания торфа равна 3,5 м. Качественная характеристика кокандских торфов следующая: зольность 28%, теплотворность 3100 кал. Теоретический интерес, помимо очевидного практического, приобретают кокандские торфяники своей фосильностью. В кокандских торфяниках (по Крылову) торф залегает двумя пластами: верхний на глубине 0,5 м, мощностью в 0.6 м и нижний на глубине до 2.5 м от (поверхности),

мощностью до 5.5 м. Как видно, эти торфяники являются дважды погребенными минеральными отложениями. Аналогичных данных для других торфяников Ферганской долины Крылов не приводит.

Однако в обследованном нами (в августе 1943 г.) торфянике Джалял-Кудукского района (указываемом Крыловым), находящемся в 18 км к Ю.-В. от г. Андижан и в 5 км от кишлака Суфи, располагающемся в одной из мертвых долин Ферганской депрессии, нами обнаружено аналогичное же залегание торфа двумя пластами. Верхний пласт перекрыт минеральными суглинками мощностью в 35—40 см. Глубина залегания торфа в этом пласте достигает в среднем 1.2—1.6 м (Крылов указывает глубину залегания в 1.2 м). Эта вехняя залежь располагается на серо-сизом суглинке толщиной в 10—25—30 см в виде светло-серой прослойки, заметной на стенках разрабатываемых карьеров торфяника. Под данной минеральной прослойкой залегает второй нижний пласт торфяника, достигающий мощности 1.6—2.5 м и более. Эта нижняя залежь торфа находится также на донном серо-сизом суглинке. Мы видим, что развитие Джалял-Кудукского торфяника происходило путем минерального заболачивания. Согласно нашим данным, и Джалял-Кудукский торфяник, подобно кокандским, повидимому произошел путем минерального заболачивания и также является дважды погребенным[1].

Питается торфяник в основном грунтовыми водами. Наиболее разложившийся торф залегает главным образом в нижнем пласте. Торф местами насыщен слабо разложившимися макроостатками *Phragmites communis*; при этом привлекает внимание массовое количество этих остатков тростника непосредственно на поверхности суглинистой прослойки (делящей торфяник на два пласта) и сразу же под ней прерывистый слой до 3—5 см мощностью.

На одном из концов обследованного и заснятого нами карьера длиной около 250 м (так называемого Шайдулинского) в верхнем пласте торфяника на глубине в 140—165 см (от дневной поверхности) нами был обнаружен вытянутый вдоль карьера (с С. на Ю.) на протяжении около 3—5 м, толщиной до 20 см, слой древесины ольхи — *Alnus glutinosa*. Слой древесины еще издали обращал на себя внимание своим ярким малиново-красноватым цветом. Древесина отличается очень низкой степенью разложения, как и плотно ее обрамляющий торф. Древесина ольхи отдельными частыми пятнами была найдена и в других местах данного карьера и других, примерно на этой же глубине, а кроме того и в минеральной прослойке, где были также обнаружены ветвящиеся корни (геотропического направления).

Мы обращаем внимание на это явление. Как известно, *Alnus glutinosa* в современных долинных ландшафтах Средней Азии почти не встречается.

Во «Флоре СССР» мы имеем следующие данные ареалогического порядка об *Alnus glutinosa*: «Ср. Азия: Прибалх. (Каркаралы) ...Общ. распр.: Сканд. (на сев. до 63—64° сев. шир.), Атл. и Ср. Евр., Средиз. (в Испании до 38° сев. шир. на юг), Балк.-Малоаз.»

Как видно, в настоящее время ареал *Alnus glutinosa* в Средней Азии весьма ограничен; единственное местонахождение — в северо-восточной части пустынной зоны. В Ферганской долине ольха клейкая отсутствует. В относительно не столь отдаленные от нас времена в депрессиях Ферганской долины, в условиях достаточного избыточного увлажнения ольха давала фитоценозы, в которых тростник также играл весьма заметную роль. И в настоящее время естественный растительный покров торфяника, незатронутый культурной деятельностью,

[1] В настоящее время разрабатывается вручную только верхний пласт торфяника.

слагает в основном комплексы ассоциаций, в которых эдификаторами являются *Phragmites communis*, в меньшей мере *Erianthus purpurascens*, виды *Scirpus*, *Typha* и др. (как об этом указано было в начале данной статьи).

Весьма интересными являются минеральные отложения, дважды перекрывающие залежь Джалял-Кудукского торфяника: поверхностный слой и глубинная прослойка, делящая торфяник на два пласта — верхний, генетически более молодой, и нижний, более мощный, более древнего происхождения. Верхний минеральный слой в 30—40 см можно рассматривать как отложение делювиального характера, связанное в определенной степени с сельскохозяйственной деятельностью человека, синхронное переживаемому нами последнему послеледниковому периоду. Генезис глубинной маломощной прослойки, так характерно перерезающей торфяник на значительной территории на два пласта, представляется нам не совсем ясным. Может быть, эта прослойка синхронна с одним из существовавших, возможно не столь длительно, последних межледниковых периодов местных горных сооружений Памиро-Алтая и Тянь-Шаня.

К сожалению, в литературе (опубликованной) мы не находим интересующих нас данных о деятельности ледников этих горных сооружений, как и о геоморфологии Ферганской долины, где находятся привлекающие наше внимание торфяники.

Литература

[1] Кнорринг О. З. и Минквиц З. А., Растительность Андижанского уезда, Пересел. управ., 1912.— [2] Коровин Е. П., Растительность Средней Азии, Саогиз, 1934.— [3] Крылов Н. И., Торф в Узбекистане. Сырьевые ресурсы Узбекистана, т. I, Минеральные ресурсы, вып. 1, УЗФАН СССР, 1942.— [4] Левина Ф. Я., Болота Черниговского полесья, Ботанический журнал СССР, т. 22, № 1, 1937.— [5] Флора СССР, Ботанический ин-т АН СССР, т. V, М.—Л., 1936.— [6] Флора Узбекистана, т. I, УЗФАН СССР, 1941.

К. И. ПАНГАЛО

Новый род сем. *Cucurbitaceae Praecitrullus* m.— прапращур современных арбузов (*Citrullus* Forsk).

(Получено 12.V.1944)

В 1851 г. Стокс (Stocks) опубликовал в Hooker's Journal of Botany сообщение [3] о новом виде арбузов, найденном им в Индии, ей эндемичном и названном *Citrullus fistulosus* Stocks. Статья Стокса содержит латинский диагноз, хорошее, подробное описание нового вида, указания на местообитание его и сообщение об использовании этого арбуза местным населением в качестве овоща и сочного корма для скота.

В течение всего последующего времени с момента опубликования статьи Стокса *C. fistulosus* никем не изучался, и флористы, упоминавшие о нем в своих сочинениях, только повторяли то, что сообщил об этом арбузе Стокс. Впрочем, Duthie и Fuller [2] в своей книге о полевых и плодовых культурах Индии сочли нужным перетаксономизировать *C. fistulosus*, понизив его в ранге до разновидности — *Citrullus vulgaris* var. *fistulosus*, с чем согласился и монограф *Cucurbitaceae* — Harms [1]. Что заставило указанных авторов так поступить, осталось неизвестным; надо думать, что, вероятно, они никогда не видали живых экземпляров *C. fistulosus*.

В 1926—1928 гг. путешествовавший и коллекционировавший в Индии русский ботаник В. В. Маркович собрал по просьбе автора данной статьи несколько образцов семян *C. fistulosus* и привез их во Всесоюзный институт растениеводства, где этот арбуз и был впервые изучен в экспериментальных посевах, а также и в лабораториях. В результате изучения оказалось следующее: 1) *C. fistulosus* отличается от остальных видов *Citrullus* по ряду различных признаков в гораздо большей степени, чем обычно отличаются друг от друга виды одного рода; 2) морфологически и анатомически *C. fistulosus* более примитивен, чем прочие виды арбузов; 3) в наборе признаков *C. fistulosus* имеется ряд особенностей, характерных для рода *Cucremis*, но совершенно не свойственных роду *Citrullus*.

Из наиболее ярких и таксономически существенных отличий *C. fistulosus* должно в первую очередь отметить шаровидную с шипиками форму его пыльцы; у всех остальных *Citrullus* она эллипсоидальная со скульптурной сеточкой [1]. У *C. fistulosus* число хромосом $n = 12$, притом они более крупны и вытянуты, чем у остальных арбузов, имеющих $n = 11$. Плоды у *C. fistulosus* при созревании отпадают от плодоножки; у других же *Citrullus* они прочно прикреплены и не отделяются от плодоножки даже в перезрелом состоянии. Листовая пластинка *C. fistulosus* — пятинервная, слабо широко-пятилопастная в противоположность прочим видам арбузов, у которых она трехнервная, тройчато-рассеченная с глубоко фигурно-вырезными лопастями.

[1] Даже только один этот признак дает право говорить о *C. fistulosus* как об особом подроде или роде.

У всех *Citrullus* в семенах присутствует в значительных количествах фермент уреазы, но в семенах *C. fistulosus* ее нет и следов. Скрещивается *C. fistulosus* с прочими арбузами крайне трудно, причем гибриды ведут себя отлично от всех прочих гибридов *Citrullus*, проявляя весьма ярко и резко особенности матроклинии.

Перечисленная специфика рассматриваемого арбуза (а это не исчерпывает всех особенностей *C. fistulosus*) ясно свидетельствует о том, что при таксономизировании его упомянутыми выше авторами была допущена недооценка его своеобразия.

Известная грубоватость, маломощность, более слабая жизненность, меньшая дифференцированность органов и тканей *C. fistulosus*, по сравнению с другими арбузами выявляют его как форму, наиболее примитивную в роде *Citrullus* и, вероятно, наиболее древнюю. Его стеблевая система развита очень слабо: длина главной плети 0.5—1.5 м при 2—3 боковых плетях I порядка, тогда как у других арбузов главная плеть имеет 1.5—5 м, при 5—22 боковых плетях I порядка. Столь же слаба и корневая система, соответствующая мезофитному образу жизни рассматриваемого арбуза и большой чувствительности его к почвенной засухе. Очень слабо дифференцирована и листовая пластинка, как о том уже упоминалось. Число плодов у *C. fistulosus* на одном растении 2—4, тогда как у *Citrullus colocynthis* Schrad. их 15—20 и больше. Число семян, продуцируемых одним растением *C. fistulosus* около 300, а у *C. colocynthis* их около 6000 и больше.

Анатомическое изучение тканей корового слоя плода показывает, что характерный для всех *Citrullus* сильно развитый и очень рано закладывающийся субэпидермальный слой механической ткани у *C. fistulosus* отсутствует как цельный слой: механическая ткань здесь начинает образовываться очень поздно и остается у зрелого плода слабо развитой, в виде отдельных небольших, сравнительно, островков, так, как это имеет место у совсем молодых завязей прочих видов *Citrullus*. Столь же слабо дифференцирована анатомически и оболочка семян *C. fistulosus*: весь основной слой ее, за исключением эпидермиса, состоит из толстостенных склеренхимных клеток, совершенно однородных, тогда как у других видов арбузов склереиды оболочки семян резко разграничены на 2—4 анатомически ярко различных слоя.

Наиболее интересно во всем облике *C. fistulosus* то, что он имеет ряд признаков, общих с дынями, т. е. с соседним, ближайшим к нему в системе семейства родом *Cucumis*. К числу таких признаков должно отнести следующие: пятинервность и, соответственно, пятилопастность листовой пластинки, отсутствие фигурной изрезанности лопастей, способность плодов опадать с плодоножки при созревании, мягкую кору плодов и отсутствие фермента уреазы в семенах. Наличие этих признаков у *C. fistulosus* делает его переходной формой, эволюционно и филогенетически связующей между собою роды *Citrullus* и *Cucumis*.

Приняв во внимание все изложенное об особенностях *C. fistulosus*, а также и то, что он является несомненным реликтом, сохранившимся в ничтожном количестве на территории северо-западной Индии и ей эндемичным, можно со значительной долей вероятности полагать, что рассматриваемый арбуз представляет собою памятник далекого прошлого рода *Citrullus* — «живое ископаемое» тех времен, когда этот род еще не был достаточно оформлен, не был хорошо отграничен от дивергировавшего с ним от одного филогенетического корня рода *Cucumis*.

Наличие столь интересного древнего эндемичного арбуза в Индии

заставляет пересмотреть установившееся со времени Декандолля мнение, что родина арбузов — южноафриканская степь Калахари.

Крупнейший исследователь растительности Африки Штульман [4], основываясь на лингвистических данных и на том, что арбузы в дикорастущем состоянии были найдены не только в виде огромных зарослей в степи Калахари (Д. Ливингстон), но и небольшими скоплениями растений, разбросанными к северу от Калахари, а также и в Сахаре, предполагает, что в давние времена ареал естественного произрастання арбузов был сплошным и простирался от Калахари до дельты Нила и далее, в пределы юго-западной части Азии. К настоящему времени арбузы вымерли почти на всем пространстве этого ареала, за исключением вышеуказанных мест.

Это мнение Штульмана хорошо увязывается с наличием *C. fistulosus* в Индии, если помнить, что в третичное время экватор проходил по суше, которая была тогда на месте современной Индии, Северной Африки и юга Европы, что эти места в значительной части были заняты лесной растительиостью, давшей начало современным родам, и, наконец, что *Cucurbitaceae*, вероятно, являются потомками тех лиан, которые в те поры вились и цеплялись по деревьям этих лесов.

Родиной арбузов, рода *Citrullus* правильнее признать юго-западную часть Азии, чем Калахари, которая, вернее, является последним местом свободного произрастания рода *Citrullus* (за исключением *C. colocynthis*, занимающего всю Африку и юго-западную Азию), а не колыбелью его.

Таксономизируя *C. fistulosus* вновь, на основании сообщенного о нем нового материала, можно или обособить его в отдельный подрод рода *Citrullus* или же считать совершенно самостоятельным родом. Первое сохранит общую связь между *C. fistulosus* и другими видами арбузов, но недостаточно оттенит значимость всего цикла его особенностей, его специфику; второе, хорошо подчеркивая эту специфику, разорвет то общее, что имеется у *C. fistulosus* с другими арбузами. Автор настоящего сообщения останавливается на более категорическом обособлении *C. fistulosus*, на возведении его в ранг самостоятельного рода. Знаменуя его связь с прочими арбузами, с родом *Citrullus*, мы называем новый род — *Praecitrullus*; он является монотипным, состоящим из одного вида — *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) m.

Диагноз *Praecitrullus* m. g. n.

Растения однодомные: цветки мелкие, одиночные, снаружи густо, мягко войлочноопушенные. Чашечка дисковидная с короткими расставленными зубцами. Венчик чашевидный и ширококолокольчатый, глубоко рассеченный на 5 ширококовальных лепестков лимонножелтого цвета. Прицветники мелкие, лодочкообразные. Тычинки 2—3, свободные с извитыми пыльцевыми гнездами. Пыльца шаровидная с шипиками [1]. Завязь нижняя трехплацентная, густо войлочноопушенная мягкими волосками. Плод — ложная ягода (тыквина), опадающий при созревании от плодоножки. Поверхность зрелого плода опушена редкими волосками. Кора мягкая; механическая ткань в ней слабо развита небольшими островками. Семена яйцевидные с сильно выпуклым рубчиком [2].

---

[1] На эллипсоидальная со скульптурной сеточкой, как у всех *Citrullus*.

[2] У *Citrullus* плоды никогда не опадают, опушение обычно спадает ко времени созревания плода, механическая ткань сильно развита сплошным слоем, рубчик развит значительно слабее.

Диагноз *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pangalo comb. n.

Травы однолетние, с пятигранным пустотелым, стелящимся недлинным (около 1.5 м), слабо ветвистым стеблем, жестко опушенным. Листья черешковые сердцевидные, пятинервные; с нижней стороны пластинки светлосеро-зеленые, жестко опушенные; с верхней — темнозеленые с очень короткими, редкими, нежесткими волосками. Пластинка широко-пятилопастная, разрезанная примерно на $^1/_3$; края ее слабо зубчатые, загнуты внутрь. Длина пластинки 7—10 см, ширина 8—10 см. Длина черешка 6—9 см. Прилистники небольшие, лодочковидные 0.4—0.6 см, усики опушенные, обычно трехраздельные, реже двухраздельные или простые, еще реже пятираздельные на одном и том же растении. Мужские цветки 1—2 см в поперечнике. Тычинки с толстыми нитями и изогнутыми пыльцевыми гнездами; две из них всегда двойные, третья — одиночная. Женские цветки 0.8—1.5 см в поперечнике. Столбик короткий, толстый с 2—3 почковидными рыльцами. Плод небольшой 5—8 см длины и 8—12 см ширины, сплюснутый или почти шаровидный со слабо волнистой поверхностью светлосерого или серовато-оливкового цвета. Пульпа белая, рыхло-волокнистая, сладкая. Семена многочисленные, 0.9—1.2 см длины и 0.5—0.6 см ширины, черные, с выпуклым рубчиком, без фермента уреазы. Число хромосом $n = 12$.

Praecitrullus m. g. n.

Flores polygami parvi sparsi extus molliter dense tomentosi. Calyx disciformis dentibus remotis brevibus. Floris ♂ corolla patelliformis, ♀ — late campanulata in lacinibus 5 late ovatas citreo-flavidas profunde secta. Bracteae parvulae scaphuliformes. Stamina 2—3 libera antherarum laculis 1—2 flexuosis. Pollina globosa aculeata. Ovarium inferum placentis tribus ob pilos molles dense tomentosum. Fructus pseudobacca post maturitatum ab pedicello decideus pilis dispersis pubescens. Fructus exocarpium (cortex) molle stratu stereomatica parce evoluta dissolutaque donatum. Semina ovoidea, hilo convexo prominenti instructa. Species 1.

Praecitrullus fistulosus (Stocks) Pangalo comb. n.

Herba annua, cauli abbreviato crasso prostrato cavo pentagono paulo ramoso aspero 0.5—1.5 m lg., 4—5 cm crasso. Folia petiolata cordata quinquenervia superiore parte opaco-viridi pilis brevibus obsita, subtus pallide cano-virescentia asperaque, eorum lamina usque ad tertium partem quinquelobata, 7—10 cm lg., 8—10 cm lt., petioli 6—9 cm lg. Flores masculini 1—2 cm, feminei 0.8—1.5 cm in diametro. Stamina fillamentis crassis, antheris 1—2 locularibus flexuosis. Stilus brevis crassus stygmatibus 2—3 reniformibus terminatus. Fructus 5—8 cm lg., 8—12 cm lt. depressus v. fere globosus facie undulato-flexuosus pallide cano-virescens v. cano-olivaceus. Fructus caro mollis fibrosa dissoluta dulcis. Semina plurima 0.9—1.2 cm. lg., 0.5—0.6 cm lt. atra, hillo producto instructa, fermento ureasa destituta.

Affinitas. Genus supra descripta *Citrulli* speciebus affine, a quo characteribus plurimis: pollinis globosis aculeatis, nec reticulatis, fructu maturo deciduenti pubescentique ejus cortice stratu continua destituta, seminum hillo producto fermenti ureasa absentia, chromosomum numero 12 nec 11 omne habitu subtiliore etc. ab eo bene distinguitur.

Литература

[1] Cogniaux-Harms. *Cucurbitaceae*. A. Engler, Pflanzenreich, IV, 275, II, 1924.—[2] Duthie a. Fuller, Field and garden crops of the nord-western provinces of India.—[3] Stocks, Hooker's Journal of Botany and Kew Garden, vol. III, p. 74, 1851.—[4] Stuhlmann, Deutsch-Ostafrika, Bd. X, 1909.—[5] Watt, The commercial products of India, 1908.

K. I. PANGALO

A new species of the *Cucurbitaceae* family, *Praecitrullus* m., an ancestor of the modern water-melons (*Citrullus* Forsk.)

Summary

Some informaiion concerning a new endemic to India water-melon — — *Citrullus fistulosus* Stocks was first reported by Stocks in 1851. Later Duthie and Fuller, and also Harms (cf. monograph on *Cucurbitaceae*) suggested to identify this species as *Citrullus vulgaris* var. *fistulosus*.

Markovich, a Russian botanist, collected the seeds of *C. fistulosus* in India during the years 1926—1928 thereby enabling the writer to study this water-melon both in the field and tbe laboratory. It was found that *C. f.* differs from other *Citrullus* species much more than all the *Citrullus* from each other. The organs and tissues of *C. f.* are in general slighter differentiated than other water-melons. *C. f.* has a number of characters appropriate to the genus *Cucumis* (the melons) which are altogether absent in tbe genus *Citrullùs* (water-melons). These characters are as following: a five nerved and five-bladed leaf piate, the fruit shedding maturity, a soft pul without a mechanical subepidermal layer, hairing of the fruit which is kept at the stage of its complete maturity, absence of urease in the seeds.

This indicates that the watermelon, discovered by Stocks, may in no case be considered as a species of the genus *Citrullus*. Undoubtedly, it is one of the ancestors of this genus, a relict of the time when the genera *Citrullus* and *Cucumis* originated from the same forefather, have yet slightly diverged and had a number of common characters. This water-melon represents, in the author's opinion, a special monotypical ancient genus *Praecitrullùs* m. with a single species *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) m.

It is more justified to consider the native land of the water-melons of the genus *Citrùllus* the tertiary dry land, whicb at the tertiary time has occupied the place of the modern South-Western Asia, but not the steppe of Calakhary, as it was been claimed by De-Candolle.

В. Б. СОЧАВА

О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса

(Получено 8.III.1944)

Аянским темнохвойным лесом мы называем ассоциации с господством в древесном ярусе *Picea jezoensis* Carr., *Abies nephrolepis* Max. и *A. sachalinensis* Mast. В СССР эти леса сосредоточены в основном на Сихотэ-Алине, в бассейнах рек Горина, Кура и Урми, а также на Буреинском хребте и Сахалине. На небольших площадях в горах или, реже, в речных долинах они встречаются и несколько севернее и западнее названных районов, а также на Камчатке.

Ниже не затрагиваются детали географического распространения аянских темнохвойных лесов, равно как биологические и экологические свойства их эдификаторов. Опускается и детальная характеристика фитоценозов. В известной мере эти вопросы уже освещены в литературе [6, 18, 5, 2, 7, 15, 9, 1, 4 и др.]; а кроме того; автор оставляет за собой право вернуться к этим вопросам в монографии, посвященной неморальной растительности советского юго-востока Азии. В данном случае нас интересуют филоценогенез формации и связанные с ним вопросы фитоценосистематики. При разработке этих вопросов автор основывался на своих полевых наблюдениях на Сихотэ-Алине, Буреинском хребте, Баджальском хребте, в бассейнах рек Горина и Урми, а также на литературных источниках, относящихся к аянским темнохвойным лесам СССР и зарубежных территорий.

В Приморье, где распространен манчжурский смешанный лес, темнохвойная формация в основном сосредоточена на более высоких гипсометрических уровнях, представляя собой по отношению к смешанным лесам как бы высотнозамещающую категорию. На Дальнем Востоке в целом аянский темнохвойный лес идет дальше на север по сравнению с кедрово-широколиственным.

Первоначально, повидимому, это обстоятельство послужило причиной тому, что аянские темнохвойные леса ботаниками и географами резко противопоставлялись манчжурским смешанным. Они рассматриваются при этом как резко обособленные структурно и флорогенетически. Многие авторы и в настоящее время относят их к фитоценозам особой охотской флоры, в отличие, скажем, от кедрово-широколиственных, являющихся принадлежностью манчжурской флоры.

Самые термины «охотская флора» и «растительность охотского типа» принадлежат Ф. Б. Шмидту [23]. Несколько позднее ими пользовался В. Л. Комаров [10]. Ф. Б. Шмидт в понятие «охотская флора» не вкладывал флорогенетического содержания, а В. Л. Комаров употреблял этот термин для обозначения естественно-географической (ландшафтной) области. Чтобы определить отношение В. Л. Комарова к этому вопросу, мы приведем выдержку из его работы: «Если не требовать,— пишет В. Л. Комаров,— чтобы растения соседних областей совершенно не повторялись, то можно выделить (на Дальнем Востоке.— *В. С.*) и еще несколько естественных областей на основе распределения характерных древесных пород. Наиболее естественной

из них будет область каменной березы и аянской ели, обнимающая Камчатку и Охотское побережье с северной окраиной Удского округа» [11].

О флористической цельности и фитоценологической отграниченности охотской флоры и области ее распространения стали говорить значительно позднее (В. М. Савич [17], Б. П. Колесников [9] и др.). Б. М. Савич впервые употребил термин «типы охотской области» как категорию фитоценологической таксономии. Согласно этим представлениям, предполагается флорогенетическая обособленность аянской темнохвойной тайги от смешанного манчжурского леса. Однако существование особого охотского элемента флоры остается при этом не доказанным.

Последнее время, главным образом среди зоогеографов, укореняется представление о елово-пихтовых лесах Приамурья как о деривате берингийской тайги, имеющем пути развития совершенно обособленные от манчжурского смешанного леса.

Л. П. Шульпин [24] на основании изучения оляпки (*Cinclus Pallasi Pallasi* Temm.), ее систематики, ареала и экологических связей приходит к заключению, что охотская тайга, с которой связана эта птица, является древним биотическим комплексом, фауна которого близка к фауне исчезнувшей Берингии. А. И. Куренцов [13] говорит о двух очагах развития фауны Восточной Азии: ангарском, давшем основную часть видов, связанных с манчжурским смешанным лесом, и берингийском, насытившем животным населением темнохвойные аянские леса. Роль Берингии как центра распространения елей группы *Omorica* подчеркивается В. Н. Васильевым [3]. Намечается тенденция распространить эту точку зрения на весь биотический комплеск аянского темнохвойного леса. Однако фитогеографическими данными эти воззрения пока что не подкреплены.

В связи с вопросом о происхождении зонального ландшафта тайги А. И. Толмачев [25] касается природы амурских темнохвойных лесов. Мнение этого автора сводится к тому, что эти леса представляют собою древний тип фитоценоза. Темнохвойная амурская тайга могла бы претендовать, говорит А. И. Толмачев, на признание за ней третичной природы с неменьшим правом, чем развитые у подножья гор смешанные леса классического третичного типа. Настаивая на древности горной амурской тайги, А. И. Толмачев вопроса о ее происхождении не затрагивает.

Эдификаторы аянской темнохвойной тайги — *Picea jezoensis* Carr. и *Abies nephrolepis* Max., представляют собой коренной природный элемент манчжурского смешанного леса. Они и сейчас свойственны всем ассоциациям этого леса, а в какой-то мере были распространены и в третичной формации, представлявшейся исходной по отношению к манчжурской тайге.

Picea jezoensis Carr., равно как и вся секция *Omorica* рода *Picea*, имеют восточно-азиатские корни. Наибольшее видовое разнообразие секции сосредоточено в Китае и Гималаях. Единственный представитель этой группы в Европе — *Picea omorica* Panč. может рассматриваться как форма, викарирующая *Picea jezoensis* Carr. Сербская *Picea omorica* Panč.— компонент неморальной растительности южной Европы. Таким образом, здесь налицо не только систематическое, но и фитоценологическое подобие. В Калифорнии членом формации неморальной растительности является еще один представитель этой секции — *Picea sitchensis*.

Picea jezoensis Carr. свойственна Манчжурии (восточнее р. Сунгари), Корее, на северо-западе она распространена до верховьев р. Зеи, на севере встречается на Охотском побережье (Аян и сосед-

ние районы), наконец она свойственна Сахалину, Хоккайдо и имеет островное местонахождение на Камчатке. В целом ареал нашей ели принадлежит к типу ареалов растений манчжурской флоры; его, например, можно сравнивать с ареалом некоторых кленов. *Acer ukurunduense* Tr. et Mey. имеет очень сходную область обитания, отсутствуя лишь на Камчатке. *Acer mono* Max., по существу, имеет тот же ареал, но не столь выдвинутый на север и северо-запад. Этот клен также свойственен Сахалину, на Хоккайдо он замещается близким видом — *Acer pictum* Thunb.

Abies nephrolepis Max. по типу ареала принадлежит к материковой манчжурской группе. Десятки типичных представителей манчжурской флоры имеют подобное распространение. Белокорая пихта растет в восточной части Мукденской провинции, на Корейском п-ове, где проникает почти до южных его пределов. На побережье она не идет так далеко на север, как аянская ель, угасая несколько севернее устья Амура. На Сахалине, Хоккайдо и южных Курильских о-вах белокорая пихта замещается *Abies sachalinensis* Mast., а на Камчатке — *Abies gracilis* Kom. Совокупный ареал этих трех видов пихты более или менее соответствует ареалу аянской ели.

Таким образом, по характеру ареала эдификаторы амурского темнохвойного леса («охотской тайги») не отличаются от многих других представителей манчжурской флоры.

Структура темнохвойных лесов в различных районах различна.

На юге Советского Приморья, даже в верхнем пологе древостоя темнохвойных лесов, заметную роль играют некоторые представители смешанного манчжурского леса. Во втором же пологе и подлеске они имеют очень широкое распространение. Что касается травяного покрова этих лесов, то, например, в Супутинском заповеднике, он существенно не отличается от травяного покрова кедрово-широколиственных и пихтово-широколиственных (*Abies holophylla* Max.) формаций.

Я. Я. Васильев [4] именно в широколиственно-еловых лесах, а не в кедрово-широколиственных обнаружил в бассейне Супутинки наибольшую встречаемость и наилучший рост *Taxus cuspidata* S. et Z., *Ulmus laciniata* (Tr.) Mayr, *Cerasus Maximoviczii* Rupr., *Actinidia kolomikta* Max., *Euonymus macroptera* Rupr. и *Ribes pallidiflora* Pojar.

Лианы (*Actinidia kolomikta* Max., *A. arguta* Planch. и *A. polygama* Miq.), как биологическая форма, определяющая структуру ценоза, на юге Приморья широколиственно-еловым лесам свойственны в большей степени, нежели кедрово-широколиственным. Между ценозами с преобладанием ели на юге Приморья, насыщенными манчжурским элементом, и обедненными темнохвойными лесами Севера существует очень постепенный переход.

В горах Хоккайдо и южного Сахалина темнохвойные леса встречаются преимущественно, начиная с высоты 450—500 м над ур. м. На Хоккайдо основные массивы их сосредоточены в верхнем течении р. Ишикаро, а также в провинциях Китами, Кусиро, Немуро, Хидако, Токаци и Ибури. На южном Сахалине темнохвойные леса представляют основную формацию лесной растительности. На высоких гипсометрических уровнях элемент широколиственных лесов в темнохвойной формации на островах представлен довольно слабо. В особенности это относится к Сахалину. Однако на Хоккайдо *Picea jezoensis* Carr. и *Abies sachalinensis* Mast. встречаются в полосе широколиственных лесов в нижней части склонов, где они ассоциируют с *Taxus cuspidada* S. et Z., *Carpinus cordata* Blume, *Tilia Maximowicziana* Shikasava, *T. japonica* Simk., *Quercus dentata* Thunb., *Ulmus japonica* Sarg. и др. Геоботанических описаний таких темнохвойно-широколи-

ственных лесов в литературе, к сожалению, не имеется, но самый факт их существования отмечается несколькими авторами.

Таким образом, в нижнем поясе гор Хоккайдо встречаются темнохвойно-широколиственные насаждения, параллельные сложным темнохвойным лесам Южноуссурийского края.

На севере Приморья и в горах Приморья (Буреинский хребет, горы в бассейне Амгуни и Горина) темнохвойные леса флористически и структурно обеднены и представлены в основном ассоциациями с моховым покровом и бореальными формами в травяно-кустарниковом ярусе. Эти леса представляют собою классический тип «охотской тайги». Тем не менее и в них усматривается общность с манчжурскими формациями. В этой связи должны быть отмечены следующие обстоятельства.

1. Древостои амурских обедненных лесов состоят исключительно из янской ели и белокорой пихты. Участие в них бореальных пород (*Larix dahurica* Turcz., *Betula platyphylla* Suk.) носит случайный характер.

2. На северном Сихотэ-Алине и в других районах господства бореальной растительности в Приамурье в темнохвойных лесах находят убежище представители южной манчжурской флоры (*Pinus korajensis* S. et Z., *Tilia amurensis* Kom., *Acer mono* Max., *A. tegmentosum* Max., *Ulmus montana heterophylla* Max., *Eleutherococcus senticosus* Max., *Euonymus macroptera* Rupr., *Cerasus Maximoviczii* Rupr., *Corylus manshurica* Max., а из травяных растений *Scutellaria ussuriensis* (Rgl.) Kudo, *Trigonotis radicans* (Max.) Gürke и некоторые другие).

3. Из числа бореальных форм, получающих широкое распространение под пологом темнохвойного леса, большинство относится к той группе видов, которая постоянно присутствует даже в южноманчжурских смешанных лесах. К таким растениям относятся: *Oxalis acetosella* L., *Mitella nuda* L., *Majanthemum bifolium* DC., *Circaea alpina* L., *Adoxa moschatelina* L., *Pirola incarnata* Fisch., *Solidago virga aurea* L., *Moehringia lateriflora* Fenzl., а из папоротников *Dryopteris Linnaeana* Chr. Из числа бореальных форм, несвойственных неморальным формациям и широко распространенных в темнохвойных лесах, можно назвать *Linnaea borealis* L., *Cornus canadensis* L., *Coptis trifolia* Salisb., а также некоторые виды, встречающиеся не во всех районах и флорогенетическая принадлежность которых не вполне определена (*Pedicularis Kusnetzowi* Kom., *Clintonia udensis* Tr. et Mey. и некоторые другие).

В общем преобладание бореальных растений под пологом темнохвойных лесов Севера Приморья образовалось в основном за счет повышения удельного веса бореального элемента манчжурской смешанной тайги в связи с выпадением манчжурских термофильных форм.

Сопоставление всех фитоценологических и флорогенетических аргументов привело нас к выводу о тесной связи филоценогенеза темнохвойных лесов с манчжурской смешанной тайгой [19]. Структура и флористический состав аянского темнохвойного леса не позволяют установить прямой преемственности с позднетретичными берингийскими палеобореальными формациями, в состав которых, наряду с другими формами, входила ель Воллосовича. Сам по себе факт распространения в этих формациях елей типа *Omorica* с точки зрения филоценогенеза не является решающим, так как расселение елей этой группы произошло еще в меловое время и в плиоцене представители этой секции были свойственны как палеобореальной берингийской растительности, так и фитоценозам тургайского типа. Начальные ста-

дии филоценогенеза аянского леса относятся к значительно более поздней фазе, должны быть датированы квартером и рассматриваться как одно из звеньев трансформации праманчжурской растительности.

Историческое развитие наших лесов при этом мыслится следующим образом. В середине четвертичного периода на востоке Азии господствовал приманчжуро-японский комплекс формаций, центральное положение в котором занимали фитоценозы смешанного леса. В их состав входила *Picea jezoensis* Carr. в тождественной современной или в близкой форме, а также пихта, давшая начало *Abies nephrolepis* Max. и *A. sachalinensis* Mast. На Дальнем Востоке в квартере в течение длительного периода до европейского великого (рисс-вюрмского) межледниковья наблюдалось чередование более теплых и влажных фаз с более холодными и континентальными. Однако все эти колебания климата происходили на общем фоне похолодания, а на материке — усиления континентальности климата. В этой обстановке происходила постепенная трансформация праманчжуро-японского комплекса формаций. С ней связано усиление позиции ели, которое имело место как на материке, так и на островах. В это же время в лесах Приморья, Кореи и восточной Манчжурии усилилась роль корейского кедра, что связано с уменьшением влажности с нарастанием континентальности климата. Оба эти условия способствовали оттеснению темнохвойных пород в горы. Экспансия корейского кедра в современной манчжурской флористической провинции началась тогда, когда Японские острова были уже отделены от материка; что же касается ели и пихты, то они являются более древними компонентами праманчжуро-японской растительной формации.

Процесс раздробления этой древней формации протекал медленно и на первых этапах еще не знаменовался обособлением темнохвойных лесов. Существенно приблизилась к современной растительность Приамурья и Приморья в эпоху максимального похолодания, которое на востоке Азии не соответствовало эпохе верхоянского оледенения, а было позднее его. Это похолодание, также не носившее катастрофического характера, завершило трансформацию праманчжурской растительности. В связи с этим похолоданием оформились признаки холодостойкости у темнохвойных, и на повышенных точках рельефа и в северных районах они получили значение эдификаторов. Параллельно увеличилась в более термофильных и одновременно континентальных условиях позиция корейского кедра, и сформировались кедрово-широколиственные леса. Приобретая признаки холодостойкости, аянская ель не утратила своей приспособленности к высокой влажности воздуха, которая не свойственна корейскому кедру. С этим связано широкое распространение нашей ели на о-ве Хоккайдо и Сахалине, а также приуроченность на юге Приморья древних праманчжуро-японских реликтов к елово-широколиственным лесам в большей степени, чем к кедрово-широколиственным.

Темнохвойные леса представляют собою формацию, происшедшую от одного корня с кедрово-широколиственными и пихтово-широколиственными (*Abies holophylla* Max.) фитоценозами, а также амурскими дубравами. В соответствии с выдвинутыми нами принципами систематики фитоценозов [20] они относятся к одной манчжурской фратрии растительных формаций (*Nemoralia manshurica*).

Классы формаций манчжурской фратрии в связи с особенностями исторического развития фратрии в целом характеризуются несколькими типами ареалов. Из них основную роль играют манчжурский мате-

рнковый тип ареала [например, манчжурсние смешанные кедрово- и пихтово-широколиственные (*Abies holophylla* Max.) леса] и манчжуро-североянонский тип ареала, н которому относятся темнохвойные леса. Таким образом, темнохвойные леса на востоне Азии представляют собою класс формаций амуро-хоккайдинсних темнохвойных лесов манчжурской фратрии (*Piceetalia manshurica*)[1]. Этот нласс представлен несноськнми формациями. К ним относятся леса заболоченных пространств с господством *Picea Glehnii* Mast., леса речных долин с преобладанием *Picea korajensis* Nakai и, наконец, леса с господством *Picea jezoensis* Carr. и пихт типа *Abies nephrolepis* Max., *A. sachalinensis* Mast. Эти последние леса составляют самостоятельную формацню, ноторую мы называем формацией аянских темнохвойных лесов (*Piceion ajanensis*), по руссному названню их основного зднфинатора — аянсной ели (*Picea jezoensis* Carr.).

Формация аянских ельннков, занимая значительные пространства на материне и островах и развиваясь на территориях, где физико-географнческий процесс на протяжении последних фаз квартера заметно дифференцируется, естественно распадается иа неснольно субформаций. Каждая субформацня представляет совокупность ассоциаций в пределах формацин, географически замещающую другую совокупность ассоцнаций, и является начальной стадией обособления группы ассоциаций в особую формацию.

Всего в пределах *Piceion ajanensis* намечается четыре субформации: 1) японсние сложные темнохвойные леса, свойственные нижнему поясу лесной растительности Хоккайдо; 2) сахалннсние темиохвойные леса, распространенные в горах Сахалина, на Курильсних о-вах и в верхнем поясе гор Хокнайдо; 3) уссурийсно-норейсние темнохвойные леса, приуроченные н югу Советсного Приморья, горам Кореи и Восточной Манчжурии; 4) амурские обедненные темнохвойные леса (север Приморья, все Приамурье, Камчатка).

В таблице перечнслены субформации *Piceion ajanensis* н свойственные им в пределах СССР группы растнтельных ассоцнацнй. Латинские названня, прнсваиваемые субформациям (*ussuriensis* и пр.), не должны пониматься нак обозначающие всю область распространения субформации, они условны, хотя и отражают основную часть ареала субформации.

Субформация уссурийско-корейсннх сложных темнохвойных лесов распространена к югу от линии устье р. Имана — бухта Терней в горах до высоты прнмерно 500 м. Спорадически фитоценозы этой субформацни встречаются на среднем Сихотэ-Алине и на юге Буреинского хребта. Ареал субформацин связан с областью распространення недрово-широколиственных лесов, по отношению н. которым сложные темнохвойные леса занимают местоположения, харантеризующнеся более низкнми температурами, а наряду с этим более высоной относительной влажностью воздуха. В целом фитоценозы этой группы должны быть причислены к отиосительно термофильным. В них находят приют многие виды с японо-манчжурсним типом ареала, в то время когда в недрово-широколиственных лесах ведущую роль играют формы с ареалом манчжурского материкового типа.

Систематика ассоциаций субформации может быть основана на степени выраженности ярусности — признаке, имеющем в данном случае филоценогенетическое значение. По этому признаку выделяются такие группы ассоциаций: I группа, характеризующаяся отсутствием

[1] Прилагательное *manshurica* указывает на принадлежность класса формаций к манчжурской фратрии.

Группы ассоциаций аянского темнохвойного леса в СССР

Субформации	Группы ассоциаций							
Уссурийско-корейские сложные темнохвойные леса	Сложный темнохвойный лес с грабом	Сложный темнохвойный лес с подлеском	Сложный темнохвойный лес с папоротниково-травяным покровом	—	—	—	—	—
Piceion ajanensis subform. *ussuriensis*	*Carpinipiceeta ussuriense*	*Virgultipiceeta ussuriense*	*Filicipiceeta ussuriense*	—	—	—	—	—
Амурские обедненные темнохвойные леса	—	Темнохвойный лес с широколиственным подлеском	Темнохвойный лес с папоротниковым покровом	Темнохвойный лес с гипновым покровом	Темнохвойный лес со сфагновым покровом	Высокогорный темнохвойный лес с кустарниками	—	—
Piceion ajanensis subform. *amurensis*	—	*Virgultipiceeta amurense*	*Filicipiceeta amurense*	*Hypnopiceeta amurense*	*Sphagnopiceeta amurense*	*Altijugopiceeta amurense*	—	—
Сахалинские обедненные темнохвойные леса	—	—	Темнохвойный лес с папоротниковым покровом	Темнохвойный лес с гипновым покровом	Темнохвойный лес со сфагновым покровом	Высокогорный темнохвойный лес с кустарниками	Темнохвойный лес с подлеском из голубицы	Темнохвойный лес с травяным покровом
Piceion ajanensis subform. *sachalinensis*	—	—	*Filicipiceeta sachalinense*	*Hypnopiceeta sachalinense*	*Sphagnopiceeta sachalinense*	*Altijugopiceeta sachalinense*	*Vaccinipiceeta sachalinense*	*Herbopiceeta sachalinense*

сомкнутого второго яруса и подлеска и значительной плотностью травяного покрова с господством папоротников *(Filicipiceeta ussuriense)*, II группа с хорошо выраженным вторым ярусом из *Carpinus cordata* Blume *(Carpinipiceeta ussuriense)*, III группа с мощно развитым подлеском с господством в большинстве случаев *Corylus manshurica* Max. *(Virgultipiceeta ussuriense)*.

Травяной покров каждой из названных групп ассоциаций отличается некоторыми специфическими особенностями, но наряду с этим имеет много сходных черт и в целом представляет собою довольно обособленный комплекс. Травяная растительность представлена несколькими синузиями, в той или иной мере присутствующими во всех ассоциациях этой группы. Таковы синузии папоротников *(Dryopteris Buschiana* Fom., *D. amurensis* Chr., *D. sichotensis* Kom. и др.), синузии неморального разнотравия *(Thalictrum filamentosum* Max., *Cacalia auriculata* DC. и др.), синузии *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch., синузии осок *(Carex campylorhina* V. Krecz., *C. xyphium* Kom., *C. ussuriensis* Kom.), синузии флорулы *Oxalis acetosella* L., *(O. acetosella* L., *Mitella nuda* L., *Circaea alpina* L. и др.).

Моховой покров развит всюду очень слабо. Что касается древостоя и подлеска, то их особенности по отдельным группам ассоциаций следующие: *Carpinipiceeta ussuriense* характеризуется первым ярусом древостоя значительной сомкнутости (около 0.9); преобладает ярусом аянская ель, встречается белокорая пихта (не свыше 0.3) и единично ряд других древесных пород, в том числе *Pinus korajensis* S. et Z., *Abies holophylla* Max., *Tilia Taqueti* Nakai, *Betula costata* Tr., *Kalopanax recinifolia* Miq. и др. В хорошо развитом втором ярусе преобладает граб, присутствуют и другие южноуссурийские породы, в том числе *Acer pseudosieboldianum* Kom., *Tilia manshurica* Rupr. et Max., *Acer manshuricum* Max. Подлесок имеет незначительную сомкнутость, но разнообразен по составу. В нем наиболее обычны: *Phyladelphus tenuifolius* Rupr. et Max., *Eleutherococcus senticosus* Max., *Euonymus macroptera* Rupr., *Acer barbinerve* Max. и др. *Virgultipiceeta ussuriense* отличается меньшей сомкнутостью первого яруса. Преобладание ели в древостое не столь резко выражено. Кроме белокорой пихты, довольно обильно представлены *Pinus korajensis* S. et Z., *Tilia amurensis* Kom., *Betula costata* Tr. (каждая из них 0.1—0.2 состава). Второй ярус древостоя не выражен, но подлесок мощный, преобладает в нем *Corylus manshurica* Max. *Filicipiceeta ussuriense* имеет сомкнутый ярус древостоя (0.7—0.9). Преобладает в нем аянская ель, обычно присутствие белокорой пихты, а также *Tilia Taqueti* Nakai, *Betula costata* Tr. и *Pinus korajensis* S. et Z.

Сопутствующие ели породы в общей сложности имеют небольшой удельный вес в первом ярусе древостоя. Видовой состав деревьев второй величины разнообразен, но сколько-нибудь сомкнутого полога они не образуют. Здесь встречаются: *Acer mono* Max., *A. pseudosieboldianum* Kom., *Cerasus Maximoviczii*, Rupr., *Micromeles alnifolia* Köhne и др. Сомкнутый подлесок отсутствует, единично же встречаются многие виды кустарников *(Eleutherococcus senticosus* Max., *Euonymus macroptera* Rupr., *Corylus manshurica* Max., *Lonicera Maximoviczii* Max. и др.). Всем ассоциациям субформации свойственны лианы: *Vitis amurensis* Rupr., *Schizandra chinensis* Baill., *Actinidia Kolomikta* Max., а на юге также *Actinidia arguta* Planch.

Субформация амурских обедненных темнохвойных лесов характеризуется наиболее упрощенной структурой, древостоями, состоящими целиком из темнохвойных, без закономерной примеси элементов хвойно-широколиственной тайги, а также листвен-

ницы и березы. В пределах этой субформации значительно возрастает удельный вес синузий напочвенных мхов.

В качестве связующего звена между обедненными темнохвойными лесами и более древним типом сложных уссурийских темнохвойных лесов выделяется группа ассоциации амурской субформации с широколиственным подлеском (*Virgultipiceeta amurense*). Она свойственна в основном северному и среднему Сихотэ-Алиню [19, 20]. Манчжурский элемент здесь представлен видами [*Acer tegmentosum* Max., *A. mono* Max., *Tilia amurensis* Kom., *Cerasus Maximoviczii* Rupr., *Euonymus macroptera* Rupr., *Eleutherococcus senticosus* Max., *Corylus manshurica* Max., из трав *Scutellaria ussuriensis* (Rgl.) Kudo, *Trigonotis radicans* (Max.). Gürke и др.], другим ассоциациям обедненных лесов не свойственными. Однако этот элемент играет подчиненную роль по сравнению с его ролью в сложных темнохвойных лесах. Все названные виды, в том числе и липа, концентрируются в подлеске, древостою они не свойственны. Здесь налицо упрощение структуры. Леса этого типа встречаются вне области распространения манчжурского смешанного леса. В их травяном покрове относительно велик удельный вес бореального элемента.

Менее выражены, но все же явственны черты сложных темнохвойных лесов в ассоциациях *Filicipiceeta amurense*. Детерминантом покрова там является неморальная форма — *Dryopteris amurensis* Chr., в древостое встречаются (средний Сихотэ-Алинь, юг Буреинского хребта) корейский кедр и другие представители манчжурского смешанного леса. Однако при этом руководящую роль играют гипновый моховой покров и травы бореального комплекса.

Наиболее типична для субформации группа *Hypnopiceeta amurense*. Она имеет широкое распространение, будучи свойственна средней полосе горных склонов, речным долинам и подгольцевым территориям. Для ассоциации этой группы характерен обычно мощный гипновый покров (*Rhytidiadelphus triquetrus* Warns., *Hylocomium proliferum* Lind., *Pleurozium Schreberi* Mitt. и другие виды). Постоянно присутствует группа видов, экологически специализированных к зеленомощным лесам: *Cornus canadensis* L., *Linnaea borealis* L., *Oxalis acetosella* L., *Majanthemum bifolium* DC., *Coptis trifolia* Salisb., *Mitella nuda* L., а в некоторых районах *Clintonia udensis* Tr. et Mey. и *Chimaphylla umbellata* Nutt.

Из числа многих ассоциаций этой группы наиболее типична ассоциация с господством в покрове *Cornus canadensis* L., занимающая центральное положение в эколого-фитоценологическом ряду гипновых темнохвойных лесов. При наличии признаков незначительного поверхностного заболачивания она сменяется ассоциацией с господством в покрове *Coptis trifolia* Salisb. Дальнейшее усиление заболачивания сопряжено с изменением в травяном покрове, при котором детерминирующее значение приобретает *Equisetum silvaticum* L. При некотором избытке увлажнения проточными водами и достаточном богатстве почвы усиливается роль в травяном покрове папоротников (*Dryopteris Linnaeana* Chr., *D. phegopteris* L., *D. dilatata* A. Gray). Численность ели при этом несколько уменьшается, и пихта усиливает свою позицию в древостое.

Из числа других ассоциаций этой группы могут быть названы: 1) ассоциация с гипертрофированным моховым покровом и незначительным развитием травяных растений и кустарников, развивающаяся на сухих горных склонах, и 2) высокогорный темнохвойный лес незначительной сомкнутости, в покрове которого выделяются *Vaccinium myrtillus* L., и *Phyllodoce coerulea* (L.) Gren. et Godr. В бассейне

Амура аянская ель явно избегает значительно заболоченных территорий, в силу чего *Sphagnopiceeta amurense* пользуется очень небольшим распространением, характеризуя крайние местообитания темнохвойных пород. Из сфагнов наиболее обычны *Sphagnum Girgensohnii* Russ. и *Sph. squarrosum* Grome. В травяном покрове, в зависимости от условий, детерминирующее значение имеют *Carex rubra* Levl. et Vant., *C. Augustinowiczii* Meinsch., *C. globularis* L., *Equisetum silvaticum* L., *Calamagrostis Langsdorffii* Trin. и некоторые другие. Кустарниковые высокогорные темнохвойные леса *(Altijugopiceeta amurense)* также находятся на грани распространения темнохвойных и у высотного предела древесной растительности вообще. Как правило, в ассоциациях этой группы довольно хорошо выражен моховой покров из *Pleurozium Schreberi* Mitt. Почти всегда присутствует кедровый стланик, в некоторых ценозах образующий самостоятельный, но не слишком сомкнутый ярус. *Rhododendron chrysanthum* Pall. является самым характерным видом в подлеске. Из трав, наряду с обычными представителями гипновых темнохвойных лесов, встречаются горнотундровые формы *(Hierochloë alpina* R. et Sch., *Tilingia ajanensis* Til. et Rgl. и др.), а также *Pedicularis Kusnetzowi* Kom. и *Phyllodoce coerulea* (L.) Gren. et Godr. Особняком стоят некоторые ценозы этой группы на южном Сихотэ-Алине. В них присутствуют *Echinopanax elatus* Nakai и некоторые неморальные травы: *Lycopodium chinense* Chr., *Listera Savatieri* Max., *Dryopteris amurensis* Chr., там же имеет верхний предел *Actinidia kolomikta* Max. (Д. П. Воробьев, 1935). После пожаров эти леса сменяются зарослями *Syringa robustra* Nakai и *Sorbus Schneideriana* Kõhne. В древостое усиливается роль пихты, которая в этом районе образует своеобразные высокогорные стланиковые ценозы.

К амурской субформации могут быть отнесены и еловые леса Камчатки. Они обособлены не только географически, но и структурно. Длительный период изолированного существования ели в своеобразной ландшафтной обстановке Камчатки привел к тому, что там наметился процесс видового обособления этого дерева *(Picea kamtschatkensis* Lacassagne) и совершенно отсутствует обычный спутник ели — пихта. На Камчатке ель образует устойчивые смешанные древостои с лиственницей, которые распространены шире, чем чисто еловые насаждения. По характеру покрова камчатские ельники представляют типичный бореальный фитоценоз, относясь преимущественно к группе *Hypnopiceeta* (С. Ю. Липшиц [15], А. Л. Биркенгоф [1]). Любопытно, что по мнению некоторых авторов, ель на Камчатке имеет прогрессивное распространение.

Субформация сахалинских обедненных темнохвойных лесов по структуре имеет много общего с амурской субформацией. Наряду с этим ей свойственны следующие признаки, позволяющие рассматривать ее в качестве обособленной части формации: 1) наличие устойчивых смешанных насаждений темнохвойных с лиственницей и эрмановой березы, в которых роль основных эдификаторов играют все же темнохвойные; 2) наличие ряда видов, не свойственных или почти не свойственных темнохвойным лесам материка, а на Сахалине играющих существенную роль в строения фитоценозов *(Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith., *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Schib.); в результате на Сахалине встречаются ассоциации, для материка необычные, например темнохвойный лес с голубицей, занимающий большие территории, темнохвойный лес с курильским бамбуком, свойственный подгольцевой области и пр.; 3) более широкое распространение на Сахалине заболоченных темнохвойных лесов, в том числе и *Sphagnopiceeta*, которые в материковых условиях, встречаются

преимущественно в виде фрагментов; 4) более широкая экологическая амплитуда сахалинской субформации по сравнению с амурской.

Основным признаком разделения субформации на группы ассоциаций в данном случае являются структурные особенности травяного и напочвенного покрова, меньшую роль играет подлесок. Из числа групп ассоциаций наиболее близка к исходному типу *Filicipiceeta sachalinensis*. В древостоях этой группы заметно участие *Abies sachalinensis* Mast. (0.3), особенно обильной во втором пологе. В травяном покрове господствует *Dryopteris amurensis* Chr., компонент сложных темнохвойных лесов и манчжурской тайги. Из других обычен представитель японо-манчжурской группы видов — *Osmunda cinnomomea* L., в покрове лесов южного Сахалина часто преобладающая.

Последующим этапом обеднения представляется *Hypnopiceeta sachalinensis*. Роль пихты в нем ослабевает, развивается сплошной покров из зеленых мхов (*Hylocomium proliferum* Lindb., *Pleurozium Schreberi* Mitt., *Ptilium crista casterensis* Ne Not и др.). В несомкнутом и бедном по видовому составу травяном покрове господствует бореальный элемент (*Cornus canadensis* L., *Oxalis acetosella* L., *Majanthemum kamtschaticum* Kom., *Linnaea borealis* L.). Подлесок представлен отдельными экземплярами кустарников, а частности там растут *Ilex rugosa* Schm. и *Vaccinium hirtum* Thunb. На южном Сахалине в травяном покрове часто господствует *Oxalis acetosella* L., и *Dryopteris amurensis* Chr., там же встречается *Asperula odorata* L. (Takahachi, 1937).

В том же ряду находится *Vaccinipiceeta sachalinensis*. В ее древостоях господствует ель, но примесь пихты в южных районах доходит до 0,3. Характерен мощный подлесок с преобладанием *Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith. Голубица достигает в высоту до 1 м, к ней примешивается *Euonymus sachalinensis* Max., иногда *Ilex rugosa* Schm., *Diervilla Middendorffiana* Carr. и некоторые другие. Травяной покров в основном состоит из компонентов гипнового темнохвойного леса, но результатом некоторой сезонной пересыщенности почвы влагою является довольно значительное развитие в отдельных ценозах *Calamagrostis Langsdorffii* Trin., в других *Dryopteris amurensis* Chr., или *D. phegopteris* L.

Отсутствие на Сахалине вечной мерзлоты и более обильный снеговой покров создают более благоприятный термический режим почв. Это позволяет темнохвойным произрастать в условиях меньшего дренажа, следствием чего на Сахалине является более широкое распространение заболоченных темнохвойных лесов. Последние представлены двумя группами ассоциаций (*Herbopiceeta* и *Sphagnopiceeta*).

Herbopiceeta sachalinensis приурочена к речным долинам. В древостое господствует ель, кроме пихты присутствует и лиственница. Подлесок маломощный, но выражен всегда (*Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith, *Ledum dilatatum* Wahl., *Betula Middendorffii* Tr. et Mey.). В сплошном моховом покрове наряду с зелеными мхами значительное распространение получают сфагны и *Polytrichum*. В хорошо развитом травяном покрове наряду с *Cornus canadensis* L. и *Majanthemum kamtschaticum* Kom. появляются: *Equisetum silvaticum* L., *Carex globularis* L., *Rubus chamaemorus* L., *Veratrum Lobelianum* Bernh. и др.

Sphagnopiceeta sachalinensis свойственна междуречным пространствам и относительно эутрофным местообитаниям. В древостое усиливается роль лиственницы. В моховом покрове характерен *Sphagnum Girgensohnii* Russ.

Altijugopiceeta sachalinensis представлена в основном ценозами со смешанными древостоями, где кроме темнохвойных, значительно распространена эрманова береза. Из числа ассоциаций этой группы наи-

более характерны: а) со смешанным подлеском с преобладанием *Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith., б) с подлеском из кедрового стланника, в) с подлеском из курильского бамбука.

Область распространения субформации в целом не ограничивается Сахалином, а захватывает Курильские о-ва и верхний пояс лесной растительности на Хоккайдо. Перечисленные районы находятся в условиях сходного физико-географического режима, а кроме того имеют общие пути развития растительного покрова.

Из ассоциаций аянского темнохвойного леса заслуживает внимания группа *Altijugopiceeta*. Эта группа встречается в двух субформациях, будучи при этом крайне гетерогенной по составу подлеска и покрова. В пределах амурской субформации детерминантами покрова и подлеска *Altijugopiceeta* являются бореальные и арктоальпийские формы. На юге Сихотэ-Алиня ель сожительствует с древним высокогорным японо-китайским элементом (*Echinopanax elatus* Max. и др.). На Сахалине выделяются в таких местах специфичные флорогенетические типы (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Schib., *Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith.). В целом можно считать, что высокогорные ассоциации аянской ели флористически и структурно не унифицированы; они в каждом отдельном случае представляют собою продукт темнохвойной тайги среднего пояса гор соответствующего района, с одной стороны обедненный, но наряду с этим адаптировавший специфичный для района своего распространения высокогорный элемент флоры. Указанная особенность является следствием недавнего приспособления неморальной *Picea jezoensis* Carr. к высокогорному режиму.

Выше упоминалось, что аянская ель по сравнению с белокорой и сахалинской пихтами занимает преимущественное положение, как правило преобладая в древостое темнохвойного леса. Участие пихт в древостое при этом обычно не превышает 40% от общего его состава. Экология обеих пихт во многом сходна с экологией аянской ели. Наряду с этим пихты более требовательны к почве, менее холодоустойчивы и более теплолюбивы. Наиболее широко распространены пихты в речных долинах и по горным ручьям. В этих условиях на небольших площадях кое-где встречаются даже насаждения с преобладанием белокорой пихты. В горы пихты не поднимаются так высоко, как ель. Для верхнего предела лесов они вовсе не характерны за исключением некоторых районов, например, южного и частично среднего Сихотэ-Алиня.

Взаимоотношения между елью и пихтами, помимо экологических их особенностей, определяются и общебиологическими свойствами этих деревьев. Белокорая и сахалинская пихты менее долговечны, чем аянская ель, и вместе с тем после столетнего возраста энергично поражаются грибными заболеваниями. В процессе разрушения от старости верхнего полога темнохвойного леса из него в первую очередь выпадают пихты. В старых древостоях почти всюду господствует в верхнем пологе аянская ель в значительной мере именно по этой причине. В дальнейшем пихты не хуже, а в некоторых случаях лучше ели возобновляются под пологом; но в силу своей меньшей долговечности и потому, что в господствующем пологе уже успела прочно обосноваться ель, пихты (их последующие поколения) образуют второй полог древостоя или во всяком случае сосредоточиваются исключительно в нем. В конечном итоге преобладание в верхнем пологе пихты имеет место лишь в молодых насаждениях (не старше 130—150 лет). В дальнейшем в силу указанных выше причин неизбежно укрепление позиции ели.

Из сказанного следует, что в пределах формации *Piceion ajanensis* наиболее древними оказываются японская и уссурийская субформа-

ции. Обе имеют самостоятельные пути развития, причем японская субформация видимо в большей степени отражает особенности исходного типа. Сахалинская и амурская субформации являются более молодыми производными от первых, в значительной мере утратившими черты неморальной растительности и насыщенными бореальным элементом. Обе древние субформации характеризуются сравнительно узкой экологической амплитудой, в силу чего и не отличаются разнообразием ассоциаций. Субформации амурская и сахалинская в отношении состава ассоциаций более разнообразны. Группы ассоциаций гипновых лесов, лесов с широколиственным подлеском и с папоротниковым покровом амурской и сахалинской субформаций представляют собою обедненные дериваты сложных темнохвойных лесов японского и уссурийско-корейского типов. Высокогорные же и заболоченные группы ассоциации — это новообразование, возникшее в связи с приспособлением *Picea jezoensis* Carr. и частично *Abies nephrolepis* Max. и *A. sachalinensis* Mast. к высокогорному режиму и холодным переувлажненным почвам предгорий.

Бореальный комплекс видов, которым насыщены фитоценозы сахалинской и амурской субформаций, слагается из нескольких элементов: 1) элемента, вышедшего из недр смешанного манчжурского леса вместе с эдификаторами древесного полога елью и пихтой (*Oxalis acetosella* L., *Majanthemum bifolium* DC., *Mitella nuda* L.); 2) элемента, представляющего вещественный остаток преимущественно березовых лесов «камчатского» типа, господствовавших на севере Приамурья в период похолодания в последнюю фазу голоцена (из детерминантов травяного покрова к этой группе относятся: *Coptis trifolia* Salisb., *Cornus canadensis* L., а также некоторые другие); 3) элемента раннечетвертичной берингийской тайги, вымершего на значительной территории Восточной Азии, но получившего распространение в тождественных или близких формах в лесах Северной Америки (*Vaccinium ovalifolium* J. E. Smith., *V. hirtum* Thunb., возможно также *Clintonia udensis* Tr. et Mey и *Pedicularis Kusnetzowii* Kom.); 4) ангарского бореального элемента, распространяющегося в настоящее время вместе с даурской лиственницей. Трансформация растительности в пределах амурской и сахалинской субформаций аянских темнохвойных лесов идет в направлении преобразования неморальных фитоценозов в бореальные. Фитоценозы ели на Камчатке по существу представляют фрагмент бореального типа растительности.

Литература

[1] Биркенгоф А. Л., Леса центральной части полуострова Камчатки, СОПС АН СССР, сер. Камчатская, вып. 6, 1938.— [2] Васильев В. Н., Растительный покров Мал. Хингана, Труды ДВФ АН СССР, т. II, 1937.— [3] Васильев В. Н., Каменная береза, Ботанический журнал СССР, т. XXVI, вып. 1—2, 1941.— [4] Васильев Я. Я., Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горно-таежной станции ДВФ АН СССР, Труды Горно-таежной станции, т. II, 1938.— [5] Воробьев Д. П., Растительный покров южного Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем, Труды ДВФ АН СССР, т. I, 1935.— [6] Ивашкевич Б. А., Дальневосточные леса и их промышленная будущность, Москва—Хабаровск, 1933.— [7] Кабанов Н. Е., Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня, Труды ДВФ АН СССР, т. 2, 1937.— [8] Кабанов Н. Е. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток, 1940.— [9] Колесников Б. П. Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня, Труды Сихотэ-Алинского гос. заповедника, вып. 1, Москва 1938.— [10] Комаров В. Л., Ботанико-географические области бассейна Амура, Труды СПб об-ва естествоиспытателей, I, 1897.— [11] Комаров В. Л., Краткий очерк растительности Сибири, изд. КЕПС, АН, 1922.— [12] Kudo Y., The vegetation of Yezo, Japanese Journal of Botany, v. II, 1924—1925, Tokyo, 1925.— [13] Куренцов А. И., Чешуекрылые Сихотэ-Алиня и вопрос о происхождении его фауны, Вестн. ДВФ АН СССР, № 20, 1936.— [14] Lacassague M., Une nouvelle espèce de *Picea (Picea kamtschatkensis)*, Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse, LVIII, Toulouse, 1929.— [15] Липшиц С. Ю.

и Ливеровский Ю. А., Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины р. Камчатки, АН СССР, 1937.— [16] Nakamura K., Ueber den Tannen- und Fichten-Wald in Karafuto (Sachalin), Bull. Tokyo Univ. Forest., N. 1, 1929.— [17] Савич В. М., Типы растительного покрова Севера Приморья, ДВ краев. перес. управл., Мат. для изучения колониз. районов ДВК, 1, 1928.— [18] Сочава В. Б., Растительность Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала, Труды СОПС АН СССР, сер. Сибирская, вып. 5, 1934.— [19] Сочава В. Б., Тайга и гольцы Северного Сихотэ-Алиня, Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та им А. И. Герцена, т. 33, 1941.— [20] Сочава В. Б., Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций, Сов. ботаника, № 1, 1944.— [21] Takahashi K., Vorläufige Mitteilungen über die Vegetation Karafutos (Süd-Sachalins), Englers Bot. Jahrb., Bd. 68, 1937.—[22] Толмачев А. И., К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта, Сов. ботаника, № 4, 1943.— [23] Шмидт Ф. Б., Труды Сибирской экспедиции Геогр. об-ва, Физич. отд., II, Ботанич. часть, 1874.— [24] Шульпин Л. М., О распространении *Cinclus pallasi pallasi* Temm. в Восточной Сибири, Изв. АН СССР, 1931.

V. B. SOCZAVA

On the genesis and phytocenology of *Piceion ajanensis*

Summary

A discussion is made of the origin and systematics of the plant associations with the dominance of *Picea jezoensis* Carr. and the participation of *Abies nephrolepis* Max. and *A. sachalinensis* Mast. These forests are united into the formation *Piceion ajanensis*. The phylogenesis of this formation is shown by the author to be closely related with the Manchurian-Japanese mixed forests. The modern phytocenoses of *Picea jezoensis* Carr. are an impoverished derivative of the early tertiary mixed forests. The formation *Piceion ajanensis* can be divided into four subformations: 1. Compound Japanese (the lower belt of wood vegetation of Chokkaido), 2. The Sachalin forests (the mounts of Sachalin, the Kuriles, the upper belt of the Chokkaido forests). 3. The Ussurian-Chosen compound forests (the lower belt of vegetation of the South Sichote-Alian, Chosen, Eastern Manchuria), 4. The Amur impoverished forests (the Amur region, Kamchatka).

Each subformation is a sum of associations within the boundaries of a formation geographically substituting another sum of associations and representing the initial stage of separation of a group of associations into a special formation.

Most ancient are the Japanese and the Ussurian-Chosen subformations. They have independent paths of development the Japanese subformation reflecting to the greatest degree the peculiarities of the original type. The Sachalin and the Amur subformations are younger derivatives of the former having lost to a great degree the features of nemoral vegetation and saturated with boreal elements.

Л. Г. МАРКОВА

Материалы по эмбриологии некоторых представителей семейства *Leguminosae*

(Получено 3.V.1944)

Настоящая статья по эмбриологии некоторых видов бобовых относится к циклу тех немногочисленных работ, которые, пользуясь сравнительно-эмбриологическим методом, пытаются обосновать связи и взаимоотношения между определенными систематическими группами.

Сбор материала производился с 1931 г. Бобовые растения были высеяны в горшки и в грунт в Ботаническом саду Томского университета и в питомнике на Томской зональной опытной станции.

Кроме того фиксация производилась и непосредственно из дикорастущей флоры. Материал фиксировался хром-ацет-формолом по рецепту Навашина. Толщина срезов 16 μ. Окраска железным гемотаксилином по Гайденгайну. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата Аббе на уровне рабочего стола.

Список изученных видов (по трибам)

I. Триба *Vicieae*: *Vicia sepium* L.; *Vicia sylvatica* L.; *Vicia Cracca* L.; *Vicia unijuga* A. Br.; *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.; *Lathyrus Gmelini* (Fisch.) Fritsch.; *Lathyrus pisiformis* L.

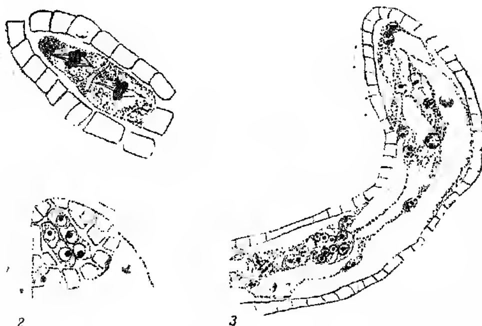


Рис. 1. *Vicia sepium*. Диада макроспор в стадии метафазы
Рис. 2. *Vicia Cracca*. Зародыш с нуклеарным длинным суспензором и ядра эндосперма, развивающегося по нуклеарному типу
Рис. 3. *Vicia unijuga*. Многоклеточная археспориальная ткань. Представлено в количестве пяти клеток

II. Триба *Trifolieae*: *Medicago platicarpos* (L.) Trautv.; *Medicago falcata* L.; *Trifolium repens* L.

III. Триба *Galegeae*: *Galega patula* Stev.; *Galega officinalis* L.; *Astragalus uliginosus* L.; *Astragalus glycyphyllus* L.; *Astragalus alpinus* L.

IV. Триба *Genistae: Genista tinctoria* L.; *Lupinus polyphyllus* Lindl.; *Lupinus reticulatus* (Desv.) Fiori Nuov.

V. Триба *Phaseoleae: Glycine hispida* Maxim.

VI. Триба *Hedysareae: Coronilla varia* L.

VII. Триба *Loteae*: *Lotus corniculatus* L.

Триба *Vicieae*

Vicia sepium L.—горошек призаборный. *V. sepium*, так же как и все другие изученные объекты, имеет семяпочку обратной формы, с двумя интегументами и крассинуцеллятным нуцеллюсом[1]. Археспориальная клетка у *V. sepium* одна. Она появляется, когда оба интегумента едва обозначены. К моменту деления (образования диады) нуцеллюс все еще не закрыт интегументами, из которых больших размеров достигает внутренний. Диада делится и дает четыре макроспоры. Момент деления представлен на рис. 1. Затем три верхние макроспоры дегенерируют, а из нижней образуется нормальный восьмиядерный зародышевый мешок. В тот момент, когда археспориальная клетка претерпевает вторичное деление, величина бутонов достигает 1 мм. Длина завязи около 0.5 мм[2]. Дегенерация макроспор происходит в завязи длиной 2 мм (бутоны 4 мм). Нижняя макроспора значительно отличается по своим размерам и является материнской клеткой зародышевого мешка. В стадии двухъядерного и четырехъядерного зародышевого мешка в микропиллярной части еще сохраняется остаток колпачка (дегенерирующих макроспор). Все четыре ядра четырехъядерного мешка делятся еще раз и образуют восьмиядерный зародышевый мешок, антиподы которого очень быстро дегенерируют; к моменту оплодотворения мы находим только пятиядерные зародышевые мешки, имеющие яйцевой аппарат и два полярных ядра (слияние их происходит или перед самым оплодотворением или после него). Длина завязи 5—8 мм.

Vicia sylvatica L.—горошек лесной. Развитие идет по тому же пути, как и у *V. sepium*. В восьмиядерном зародышевом мешке, где уже произошла дифференцировка, выделяются своими крупными размерами два полярных ядра; синергиды принимают грушевидную форму. Антиподы дегенерируют очень рано, имеют рыхлое строение и отличаются от остальных ядер зародышевого мешка.

Vicia Cracca L.—горошек мышиный. У этого вида характерно отсутствие центральной вакуоли, ясно представленной у некоторых других видов. В 4—6 мм завязи происходит процесс оплодотворения; первыми делятся ядра эндосперма, имеющего нуклеарный тип строения, Зародыш имеет длинный, сначала клеточный, а затем нуклеарный суспензор (рис. 2).

Vicia unijuga A. Br.—горошек однопарный. Археспорий многоклеточный, обычно в количестве пяти клеток, которые резко отличаются по размерам от окружающей ткани нуцеллюса (рис. 3). Одна из них становится материнской клеткой зародышевого мешка, увеличивается в размерах и претерпевает редукционное деление (рис. 4). Образуется тетрада макроспор, и дальнейшее развитие идет по нормальному типу. Зародыш шаровидный на длинном нуклеарном суспензоре.

Lathyrus vernus (L.) Bernh.—чина весенняя. В очень маленьких бутонах 1.5—2 мм имеются уже вполне сформированные семяпочки. Археспорий одноклеточный, зародышевый мешок развивается по нормальному типу. Антиподы дегенерируют очень рано.

Lathyrus Gmelini (Fisch.) Fritsch.—чина Гмелина. Тоже нормальный тип развития. Зародыш сердцевидной формы и прикреплен к длинному нуклеарному суспензору.

Lathyrus pisiformis L.—чина гороховидная. Повторяется тип развития двух предыдущих видов. Можно еще отметить, что в одной из завязей — 4 мм длины — был найден. ненормальный зародышевый мешок с 12 ядрами, расположенными по полюсам.

Триба *Trifolieae*

Medicago platicarpos (L.) Trautv.—люцерна широкоплодная. Растение имеет более мелкие цветы и семена, чем объекты из трибы *Vicieae*. В бутонах самых маленьких размеров (до 1 мм) пыльники содержат уже тетрады микроспор, а семяпочки только начинают свое развитие. Археспориальная клетка одна; она быстро претерпевает деление и образует тетраду макроспор. Три верхние макроспоры дегенерируют и остаются в виде колпачка весьма продолжительное время. Развитие зародышевого мешка идет по нормальному типу (рис. 5, 6). Кроме восьмиядерного мешка был найден десятиядерный зародышевый мешок, где ядра расположены по пяти на полюсах, а в центре имеется большая вакуоль (рис. 7). Суспензор у *M. platicarpos* длинный, состоит из двух рядов довольно рыхлых клеток, зародыш шаровидный (рис. 8). Развитие его идет аналогично *Medicago lupulina* [23].

---

[1] Исключение составляет *Lupinus polyphyllus*, имеющий один интегумент.

[2] В конце работы приводится таблица, показывающая зависимость между размерами бутонов и завязей и стадиями развития женского гаметофита.

Medicago falcata L.— люцерна серповидная. В бутонах величиной 3 мм мы находим археспориальную клетку в стадии деления. Археспорий здесь многоклеточный, но развивается и увеличивается в размерах только одна клетка, которая становится и материнской клеткой зародышевого мешка, образуя сначала двухъ-, а затем четырехъ- и восьмиядерный зародышевый мешок. Можно предполагать, что развитие зародышевого мешка идет здесь по типу *Adoxa*, так как наличие макроспор ни в одном препарате обнаружить не удалось.

Trifolium repens L.— клевер ползучий. У этого вида в завязях до 15 мм длиной найдены двухъядерные зародышевые мешки в стадии деления на четырехъядерные, а в 1.5 мм завязи восьмиядерные зародышевые мешки. Наличие дегенерирующих макроспор не обнаружено, но так как более ранние стадии проследить не удалось, вопрос о том, по какому типу идет здесь развитие, остается пока не решенным.

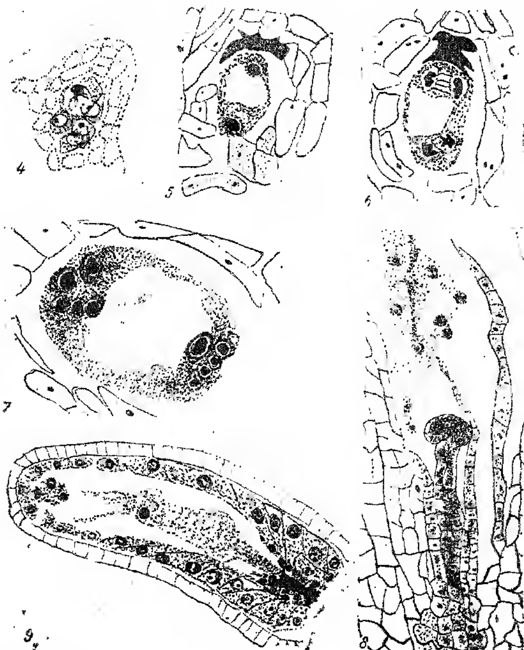


Рис. 4. Одна археспориальная клетка увеличивается в размерах и приступает к делению, остальные постепенно дегенерируют

Рис. 5. *Medicago platycarpos*. Двухъядерный зародышевый мешок с колпачком в микропиллярной части

Рис. 6. То же, но в стадии телофазы

Рис. 7. Десятиядерный зародышевый мешок. На каждом полюсе по пяти ядер. В центре большая вакуоль

Рис. 8. Многоклеточный зародыш и длинный клеточный суспензор, имеющий нитевидную форму. В полости — ядра нуклеарного эндосперма

Рис. 9. *Galega patula*. Зародышевый мешок представлен яйцевым аппаратом и слившимися полярными ядрами. В халацальной части наблюдается разрастание клеток нуцеллюса

Триба *Galegeae*

Galega patula Stev.— козлятник. Развитие идет по нормальному типу. В зародышевых мешках, готовых к оплодотворению, наблюдается интересная картина разрастания клеток нуцеллюса по стенке зародышевого мешка. Клетки эти сильно вытягиваются, ядра их увеличиваются, и они по внешнему виду очень напоминают клетки антипод (рис. 9).

Galega officinalis L.— козлятник. Развитие идет так же, как у *G. patula*.

Astragalus uliginosus L.— астрагал болотный. Зародышевый мешок развивается по нормальному типу, антиподы дегенерируют очень быстро.

Astragalus glycyphyllus L.— астрагал сладколистный. То же, что у *A. uliginosus* L., с той разницей, что дегенерация антипод наблюдается редко. Готовый зародышевый мешок изображен на рис. 10.

Astragalus alpinus L.— астрагал альпийский. Тип развития нормальный. В бутонах размерами 3 мм был встречен случай размножения антипод (рис. 11). Зародышевый мешок содержит 11 ядер, из которых семь лежат в халацальной части и, повидимому, являются антиподами, три составляют яйцевой аппарат, а одно вторичное как бы раскололось на три части, и создается впечатление, что оно образовалось при слиянии трех ядер.

Триба *Genisteae*

Genista tinctoria L.— дрок красильный. Развитие зародышевого мешка идет по нормальному типу. Уклонением является наличие десятиядерных зародышевых мешков. На рис. 12 изображено образование такого мешка. Четыре ядра находятся в стадии метафазы, а пятое еще не приступило к делению. То же на рис. 13, но по полюсам ядра располагаются неравномерно: на одном шесть, на другом четыре ядра.

Lupinus polyphyllus Lindl.— люпин многолетний. Археспорий одноклеточный. Археспориальная клетка становится и материнской клеткой зародышевого мешка, т. е. развитие идет здесь по типу *Adoxa*. После оплодотворения первым развивается эндосперм нуклеарного типа и позднее делится яйцеклетка. Наряду с обычными ядрами эндосперма было найдено образование, напоминающее шар и состоящее из восьми ядер (рис. 14, 15). Подобные образования наблюдались Гегельмайером у *L. varius*, Страсбургером у *L. subcarnosus* и Гиньяром у *L. polyphyllus*. По Гиньяру, количество ядер в такой клетке доходит до 40. Происхождение клеток «баллонов» остается неясным. Вероятнее всего, что они получаются за счет разрастания клеток суспензора, так как последний здесь непрочен и легко распадается на отдельные клетки. Суспензор *L. polyphyllus* состоит из трех пар клеток. На рис. 16 изображен двухклеточный зародыш и шесть более крупных, рыхлых клеток суспензора.

Lupinus reticulatus (Desv.) Fiori.— люпин сетчатый. Развитие идет так же как у *L. polyphyllus*.

Триба *Phaseoleae*

Glycine hispida Maxim.— соя. Археспорий многоклеточный, количество клеток доходит до четырех. Развитие идет по нормальному типу. После оплодотворения первым делится ядро эндосперма. Зародыш имеет округлую форму, подвесок короткий и состоит из небольшого числа крупных клеток.

Триба *Hedysareae*

Coronilla varia L.— вязиль пестрый. На всех ранних стадиях развития наличие макроспор не обнаружено. Можно сделать предположение о развитии зародышевого мешка этого вида по типу *Adoxa*. Зародыш округлой формы с коротким крупноклеточным подвеском. Рис. 17 изображает зародыш и нуклеарный эндосперм в стадии деления.

Триба *Loteae*

Lotus corniculatus L.— лядвенец рогатый. Археспорий многоклеточный. Развитие идет по типу *Adoxa*. Зародыш шаровидный, суспензор короткий, состоит из небольшого числа крупных клеток.

Остановившись на результатах проделанного мною эмбриологического анализа по отдельным видам, перехожу к эмбриологической характеристике по трибам и проверке с помощью эмбриологического метода некоторых филогенетических построений, сделанных на основании морфологических и анатомических признаков различными авторами.

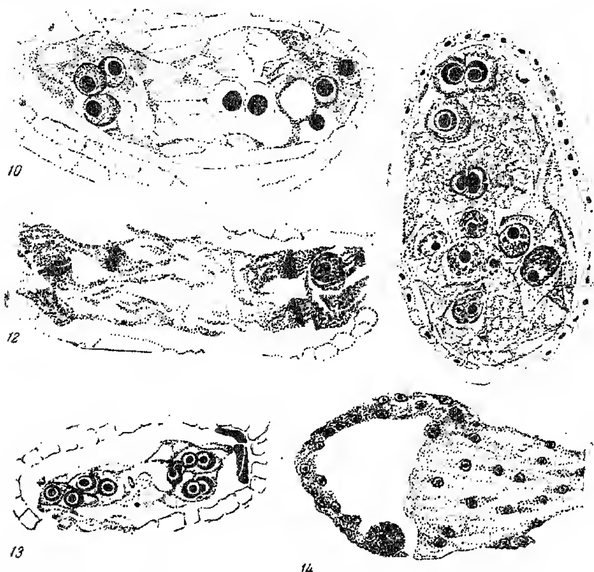


Рис. 10. *Astragalus glycyphyllus*. Восьмиядерный зародышевый мешок. Полярные ядра еще не слились

Рис. 11. *A. alpinus*. Размножение антипод. В микропиллярной части имеется яйцевой аппарат. В центре — вторичное ядро, имеющее своеобразный вид и как бы расколовшееся на три части. В халацальной части семь антипод

Рис. 12. *Genista tinctoria*. Формирование десятиядерного зародышевого мешка из пятиядерного. Четыре ядра находятся в стадии метафазы

Рис. 13. Готовый деситиядерный зародышевый мешок. На одном полюсе шесть, на другом четыре ядра

Рис. 14. *Lupinus polyphyllus*. Полость зародышевого мешка с нуклеарным эндоспермом. Около стенки лежит клетка-шар с восемью ядрами

Триба *Vicieae*

Наибольшее количество видов изучено мною именно у этой трибы (7 видов). Археспорий у всех видов, кроме *V. unijuga*, одноклеточный. Тип развития зародышевого мешка нормальный. То же отметил Гиньяр [5], изучивший 25 представителей этой трибы. Типична быстрая дегенерация антипод. Исключением из всех видов является изученный Гиньяром *Cicer arietinum*, у которого развитие зародышевого мешка идет непосредственно из материнской клетки макроспор.

Форма зародыша у трибы *Vicieae* варьирует: так, по Гиньяру, у *Ervum* он сердцевидный, *Lathyrus* и *Pisum* имеют яйцевидные зародыши, у *Vicia* и *Orobus* — вначале шаровидные, а позднее бисквитообразные.

Характерным для трибы является суспензор, достигающий значительной длины и имеющий нуклеарное строение. Количество ядер в нем доходит до 30—40. Исключением и здесь служит *Cicer arietinum*, суспензор которого состоит из клеток, наложенных одна на другую в количестве девяти пар.

Необходимо особо остановиться на этом виде, отличающемся по своим морфологическим признакам от всех других представителей трибы *Vicieae*. Положение всего рода *Cicer* в сем. *Leguminosae* является спорным. Он отнесен большинством систематиков к трибе *Vicieae* (Bentham и Hooker, Engler, Ascherson и Graebner,



Рис. 15. Клетка-шар в увеличенном размере
Рис. 16. Двухклеточный зародыш (l) и шестиядерный суспензор (s) в полости ядра эндосперма
Рис. 17. *Coronilla varia.* Зародыш и нуклеарный эндосперм в стадии деления

ТАБЛИЦА I

Признаки	Род *Cicer*	Триба *Vicieae*
	Наклонность к кустарниковым формам	Нет
Листья	По краю часто- и острозубчатые	Почти нет зубчиков (исключение у *Vicia serratifolia* Jacq.)
Листья	Опушенно-железистые	Опушение обычно отсутствует
Цветоносы	Чаще несут 1—2 цветка	Чаще несут значительное количество цветков
Форма флага	С очень коротким ноготком. Широкий	С длинным ноготком. Узкий
Крылья	Свободные	Сцеплены с лодочкой
Лодочка	Острая	Тупая
Боб	Вздутый, железисто-мохнатый	Плоский, редко железисто-мохнатый
Семена	Яйцевидные, бугорчатые с выступающим корешком	Шаровидные или бобовидные, реже сплюснутые. С невыдающимся корешком
Пыльники	Поочередно различной формы	Все одинаковы
Паренхиматическая сердцевина в нижних междоузлиях стебля	Отсутствует	Имеется
В корне эпикотиля сосудисто-волокнистые пучки	Не имеются	Имеются

Taubert). М. Г. Попов [14] считает более правильным разделить трибу *Vicieae* на части, соглашаясь при этом с Rouy и Foucaud, которые устанавливают две подгруппы — *Cicirinées* и *Lathyrées* (по Попову); Alefeld также предложил более мелкое деление трибы.

Сопоставляя род *Cicer* и трибу *Vicieae* по ряду признаков, можно заметить, что и морфологически и анатомически этот род стоит в трибе особняком. Привожу в виде табл. 1 особо отличные признаки рода.

Данные карнологического анализа Чехова [26] говорят также об обособленности рода *Cicer*. Для трибы *Vicieae* характерно $2n = 12$ и 14 хромозомам. *Cicer* же имеет $2n = 16$ хромозом, причем они несравненно меньшей величины, чем у всех других родов и видов трибы *Vicieae*. Чехов выделяет род *Cicer* и относит его, вместе с родом *Ononis* к *Trifolieae*, помещая его между *Trifolieae* и *Genisteae*.

Данные эмбриологического анализа заставляют присоединиться к последнему мнению и считать, что род *Cicer* не относится к трибе *Vicieae*, а должен быть выделен в качестве самостоятельной трибы *Intermediae* между трибами *Trifolieae* и *Genisteae*.

Триба *Trifolieae*

Эта триба представлена в работе тремя видами. Развитие зародышевого мешка идет по нормальному типу — *Medicago platicarpos*, и по типу *Adoxa* — *Medicago falcata*, *Tr. repens*. У двух последних видов археспорий многоклеточный.

В работах других авторов наличие многоклеточного археспория отмечено еще у *M. sativa*, *Tr. pratense* (Snarf [24]), *Melilotus officinalis* (Романенко [16]). У *Medicago arborea* Гиньяр [5] наблюдает развитие по типу *Adoxa*. То же у рода *Ononis*, из которого им особенно хорошо изучен *O. fruticosa*. Романенко для *Melilotus officinalis* и *Med. sativa* приводит нормальный тип развития.

Суспензор у представителей трибы *Trifolieae* варирует главным образом по числу клеток. Имеется длинный нитчатый суспензор у *Med. platicarpos*, то же у *M. sativa* (Романенко [16]), *Melilotus officinalis* (Романенко [16]), *Medicago lupulina*, Souèges [23]. В роде *Ononis*, по Гиньяру [5], у *O. fruticosa* суспензор состоит из семи клеток, у *O. natrix* из трех, у *O. alopecuroides* из одной клетки и *Trigonella* имеет продолговатый суспензор из шести-восьми крупных клеток. У *Trifolium minus* Souèges [23] описывает суспензор, состоящий из небольшого числа клеток, очень короткий и имеющий широкое место прикрепления.

Род *Ononis* является, как и *Cicer*, спорным систематическим родом, но по эмбриологическим данным он резко в трибе *Trifolieae* не выделяется и относить его в трибу *Genisteae*, как это делают Jacobsson-Stiasny [10] и De Candolle или Gams, сближающий *Ononis* с *Vicieae*,— мне кажется неправильным. Возможно, если продолжить эмбриологическое изучение этого рода, его можно будет вынести в отдельную трибу *Intermediae* вместе с родом *Cicer*, стоящую между *Trifolieae* и *Genisteae*. Об этом уже упоминалось выше.

Триба *Galegeae*

Изучено пять представителей этой трибы — *Galega patula*, *G. officinalis*, *Astragalus uliginosus*, *A. alpinus* и *A. glycyphyllys*. Все они развиваются по нормальному типу.

В литературе данных о развитии зародышевого мешка у представителей этой трибы нет. Есть только указания у Snarf [24], что эндосперм у *Colutea arborescens* имеет нуклеарное строение, а у *Galega orientalis* Гиньяр [5] описывает клетчатый суспензор, достигающий значительных размеров. Клетки его различны по величине — более мелкие у основания, там, где прикреплен зародыш, и крупные на противоположном конце. Представители родов *Psorolea* и *Dalea* имеют мощный суспензор.

Триба *Genisteae*

Мною изучено три вида. Из них у *Genista tinctoria* развитие идет по нормальному типу. То же описано для *Cytisus capitanus*, *Lupinus pilosus*, *L. Hartwegii*, *L. nanus* (Гиньяр [5]). У этих типов только несколько варирует количество образовавшихся макроспор, а также то, какая макроспора становится материнской клеткой зародышевого мешка. У *Lupinus polyphyllus* и *L. reticulatus* развитие идет по типу *Adoxa*, то же у *Cytisus purpureus* (Гиньяр [5]).

Интересные данные в отношении длины и формы суспензора приводятся у Гегельмайера [6] и Страсбургера [22], изучивших большое количество видов люпинов. Эти авторы видели рыхлый, многоклеточный суспензор, состоящий обычно из двух рядов легко распадающихся клеток. Эти клетки могут превращаться в клетки-шары — «баллоны», с большим числом ядер. Количество пар клеток в суспензоре варирует от трех до тридцати.

Развитие суспензора и зародыша у других видов этой трибы носит иной характер.

Триба *Phaseoleae*

Развитие зародышевого мешка идет по нормальному типу. Зародыш имеет шаровидную форму и короткий подвесок, состоящий всего из нескольких клеток (у *Glycine hispida*), или вытянутую форму и длинный клеточный суспензор (у *Phaseolus multiflorus* Гиньяр [5]). Таким образом, форма суспензора здесь варирует.

Триба *Hedysareae*

У *Coronilla varia* зародышевый мешок развивается по типу *Adoxa*. Эти же данные приводит Гиньяр [5] для *Hedysarum coronarium*. В то же самое время Романенко [16] описывает *Coronilla varia* и *Onobrichis sativa*, как имеющих нормальный тип развития. В строении суспензора наблюдается большое разнообразие; у *Ornithopus sativa* суспензор совсем не развивается,

Триба *Loteae*

Эта триба изучена мало. У *Lotus corniculatus* развитие идет по типу *Adoxa*; образуется шаровидный зародыш с коротким круглоклеточным суспензором (Souèges [23]). Гиньяр у *Antyllis tetraphylla* обнаружил нормальный тип развития и интересный суспензор из восьми сильно вздутых клеток, расположенных в виде шара.

Таким образом, по своей эмбриологической характеристике трибы не одинаковы, причем наблюдается различие и внутри триб. Для того, чтобы была установлена совершенно точная картина и сделаны окончательные выводы, конечно, необходимо еще дальнейшее изучение всех этих триб на значительно большем количестве видов.

Перехожу теперь к описанию филогенетических взаимоотношений сем. *Leguminoseae*, останавливаясь в первую очередь на делении семейства различными авторами.

Разбирая приводимые графики, [ср. стр. 227], я в последующем изложении и буду говорить в основном о тех трибах, которые были в той или иной степени изучены эмбриологически (см. схему).

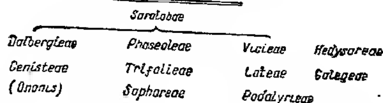
В графике I De Candolle объединяет в одну группу *Sarolobae* трибы *Dalbergieae*, *Vicieae* и *Phaseoleae*, а трибу *Vicieae* рассматривает как связующее звено между *Phaseoleae* и *Hedysareae*. Род *Ononis* отнесен им к *Genisteae*, а род *Cicer* к *Vicieae*. Bentham и Hooker (график II) сближают *Galegeae* с *Hedysareae* и связывают их с *Vicieae* и *Genisteae*. Триба *Hedysareae* занимает центральное место. Между *Vicieae* и *Galegeae* допускается большая близость. Род *Ononis* отнесен к *Trifolieae*. Taubert (график III) сближает трибу *Phaseoleae* и *Vicieae*, а *Hedysareae* с *Phaseoleae* и *Loteae*. Род *Ononis* является связующим звеном между *Trifoleae*, *Genisteae* и *Loteae*. Ascherson и Graebner в основном присоединяются к Taubert. В графике IV Gams трибу *Loteae* сближает с *Galegeae*, род *Ononis* он считает близким *Cicer*; последние два рода составляют отдельную ветвь между *Dalbergieae* и *Vicieae*.

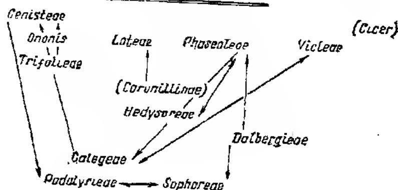
График V из работы Jacobsson-Stiasny «Опыт гистолого-филогенетической обработки мотыльковых» построен на основе анатомических данных, которыми автор пользуется для решения вопросов систематики. Признаки, лежащие в основе систематического деления Jacobsson-Stiasny: 1) Волоски. Покровные, отличные по форме: длинностебельчатые, крючковидные, волоски с луковицеобразным основанием и волоски, отличные по числу клеток, из которых они построены. 2) Железы. 3) Внутренние секреторные органы. 4) Утолщение края у замыкающих клеток. 5) Число и постоянство соседних клеток (эти клетки окружают замыкающие клетки, по своему строению резко отличаются от всех остальных). 6) Строение древесины — сосуды, наличие трахеид, ширина лучей сердцевины, однородность образующих клеток и общая картина на тангентальном срезе. 7) Ослизнение эпидермиса. 8) Наличие дубильных веществ. 9) Наличие эндосперма в зрелом состоянии.

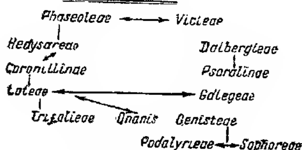
Jacobsson-Stiasny считает, что триба *Sophoreae* является по анатомическим признакам однородной, но делит ее на две группы, связанные друг с другом переходами. К одной из них должны примкнуть *Dalbergieae*, как это уже отмечалось Bentham и Hooker. *Dalbergieae* представляет исходный пункт для триб *Phaseoleae* и *Vicieae*. Род *Cicer* выводится непосредственно из *Dalbergieae* на основании того, что у него имеются длинностебельчатые железистые волоски, которые отсутствуют у *Phaseoleae* и у *Vicieae*, а имеются у *Dalbergieae*. С *Sophoreae* наиболее родственны *Podalyrieae*. В трибе *Genisteae* намечаются две группы. Одна из них примыкает к *Podalyrieae*, а другая к *Sophoreae*, а сама эта триба — исходный пункт для *Trifolieae*.

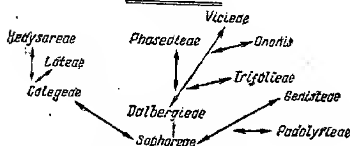
Между *Genisteae* и *Dalbergieae* нужно предполагать место для *Galegeae*, *Hedysareae*, *Loteae*. При этом *Loteae* ближе к *Genisteae*, а *Galegeae* и *Hedysareae* — к *Phaseoleae*. Связующим звеном являются субтрибы *Psoroleae* и *Desmodieae*. *Loteae*, *Hedysareae*, *Galegeae*, а также *Dalbergieae*. *Phaseoleae* и *Vicieae* представляют вероятно общий ряд развития. Из них триба *Loteae* — это боковая ветвь, лежит близко ко второй группе *Genisteae*, а *Hedysareae* стоит ближе к *Dalbergieae* и *Phaseoleae*.

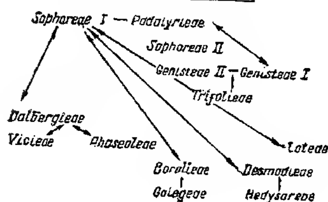
В работе М. Г. Попова [14], где также разбираются взаимоотношения триб в сем. *Leguminoseae* отмечается невозможность сближения триб *Vicieae* и *Phaseoleae* и неправильность взглядов De Condolle на родство *Vicieae* через *Cicer* и *Adesmia* с *Hedysareae*. Трибы *Genisteae* и *Vicieae* ведут свое начало из совершенно различных корней. Соглашаясь с Gams в том, что *Ononis* и *Cicer* близки между собою, Попов не разделяет точку зрения Gams, который отодвигает *Ononis* от *Genisteae*, сближает его с *Cicer* и ищет общий корень для *Ononis*, *Cicer*, *Vicieae* в примитивной группе *Dalbergieae*.


I По De Candolle
Sarolobae
Dalbergieae
Phaseoleae
Vicieae
Hedysareae
Genisteae
Trifolieae
Loteae
Galegeae
(Ononis)
Sophoreae
Podalyrieae


II. По Bentham и Hooker
Genisteae
Ononis
Trifolieae
Loteae
Phaseoleae
Vicieae
(Cicer)
(Coronillinae)
Hedysareae
Dalbergieae
Galegeae
Podalyrieae
Sophoreae


III По Taubert
Phaseoleae
Vicieae
Hedysareae
Dalbergieae
Coronillinae
Psoralinae
Loteae
Galegeae
Trifolieae
Ononis
Genisteae
Podalyrieae
Sophoreae


IV. По Gams
Vicieae
Hedysareae
Phaseoleae
Ononis
Loteae
Trifolieae
Galegeae
Genisteae
Dalbergieae
Sophoreae
Podalyrieae


V. По Jacobsson—Stiasny
Sophoreae I — Podalyrieae
Sophoreae II
Genisteae II — Genisteae I
Trifolieae
Dalbergieae
Vicieae
Phaseoleae
Loteae
Boralieae
Galegeae
Desmodieae
Hedysareae

Б. П. Чехов в работе «Материалы к кариосистематической монографии сем. *Leguminoseae* подсем. *Papilionatae*» [29] использует данные кариологии (число, величина и форма хромосом) для решения спорных вопросов систематики.

Первый вопрос, который решается,— это родство триб *Phaseoleae* и *Vicieae*. Как уже указывалось выше, Bentham и Hooker, Taubert, Ascherson и Graebner, Gams сближают *Vicieae* с *Phaseoleae*. De Candolle объединяет их в группу *Sarolobae*, а Jacobsson-Stiasny выводит их из *Dalbergieae*. Попов отрицает полностью связь между *Vicieae* и *Phaseoleae*. Триба *Phaseoleae* характеризуется очень мелкими хромосомами, число их $2n = 20$ и 22. Триба *Vicieae* имеет хромосомы более крупные, $2n = 12$ и 14. Это дает автору основание говорить о полной невозможности считать эти трибы близко родственными. Об этом же говорят и эмбриологические данные. Особенно важным признаком являются форма, величина и строение суспензора, и в этом отношении триба *Vicieae* стоит особняком от всех остальных триб. Она имеет своеобразный длинный суспензор нуклеарного типа. В трибе *Phaseoleae* и у видов *Soja hispida* и *Amphicarpa monica* суспензор представлен всего несколькими клетками и совершенно не напоминает суспензор трибы *Vicieae*, хотя у *P. multiflorus* суспензор длинный и клеточный.

Эта триба не может быть близкой и с трибой *Hedysareae*, как это считают De Candolle, Ascherson и Graebner, Taubert. У некоторых представителей трибы *Hedysareae* развитие зародышевого мешка идет по типу *Adoxa*, что совершенно не встречается в трибе *Vicieae*; кроме того наблюдается большое разнообразие в строении суспензора. Так, у *Ornithopus sativa* суспензор не развивается, а у *Coronilla varia* он удлиненной формы. На основании кариологических данных связь между этими двумя трибами также не подтверждается. Этого мнения придерживается и Попов.

Триба *Genisteae* разбивается только Jacobsson-Stiasny на две группы; эмбриологически она не однородна. Имеются два типа развития зародышевого мешка: нормальный тип и тип *Adoxa*.

По типу суспензора особо выделяется группа люпинов, имеющих многоклеточный суспензор, число клеток в котором варьирует от трех до тридцати пар. Ткань суспензора очень рыхлая и легко распадается на отдельные клетки. Часто встречаются многоядерные клетки, шары — баллоны, чего не найдено ни у одного другого рода или вида семейства *Leguminoseae*. Род *Lupinus* может быть выделен как отдельная субтриба *Lupineae*.

У представителей других видов этой трибы, и в частности у *Cytisus*, суспензор имеет форму шара (*Cytisus laburnum*), т. е. резко отличен от суспензора люпинов.

ТАБЛИЦА 2

Зависимость между размерами бутонов и завязей и стадиями развития женского гаметофита

Названия растения	Стадия развития						
	заложение мат. клетки археспория	тетрада макроспор	зародышевые мешки			дегенерация антипод	оплодотворение
			2-ядерные	4-ядерные	8-ядерные		
Vicia sepium	1 (0.5) [1]	1 (0.5)	2	3—5	3—5	5—6	—
Vicia sylvatica	3 (2)	3 (2)	2 (2.5)	2 (2.5)	2 (2.5)	4	(6—7)
Vicia Cracca	1.5—2	1.5—2	2—3	2—3	3 (2)	4	4—6
Vicia unijuga	1—1.5	3	4	4	4	5	—
Lathyrus vernus	2	2.5	3	(5)	(5)	(5—6)	—
Lathyrus Gmelini	1—1.5	1—1.5	—	(4)	(4)	(5)	—
L. pisiformis	1.0	1.0	3 (1.5)	3	4	4	—
Medicago platicarpos	1.0	1—1.5	2	4	3	—	—
M. falcata	3 (1)	3 (1)	—	—	(2)	3.5	—
Trifolium repens	—	—	(1.5)	(1.5)	(1.5)	—	—
Galega patula	1—1.5	1—1.5	—	4	4	7	—
Astragalus uliginosus	—	—	—	4	4	5	—
A. glycyphyllus	—	—	—	4.5	4.5—9.5	—	—
A. alpinus	3.5	3.5	—	5—8	5—8	—	—
Genista tinctoria	—	—	2	2	3	—	—
Lupinus polyphyllus	(1—2)	(2—2.5)	(2—2.5)	(3—4)	(4—5)	(5—5.5)	—
Coronilla varia	(1—2)	—	(2—4)	(2—4)	(2—4)	(7—8)	—
Lotus corniculatus	2—2,5	—	(6)	(6)	(5)	—	—

[1] Цифра без скобки указывает размер бутона в мм, цифра в скобках — размер завязи в мм.

Jacobsson-Stiasny выводит трибу *Trifolieae* из *Genisteae*; это можно подтвердить и эмбриологическими данными. Развитие зародышевого мешка в этой трибе идет у многих предстввнтелей по типу *Adoxa*. Суспензор варинрует; есть, например нитчатой формы, напоминающий несколько суспензор люпинов. Род *Ononis*, являющийся систематнчески спорным, может быть, вероятно, при более детальном эмбриологическом анализе, связующим звеном триб *Genisteae* и *Trifolieae*.

В конечном итоге, разобрав все перечисленные систематические построения под углом эмбриологической характеристики триб, мы отмечаем, что ближе всего наши данные совпадают с тем графиком, который приводится в работе Jacobsson-Stiasny.

В качестве дополнения к настоящей работе я помещаю табл. 2, заключающую данные о связях размеров цветков (в мм) и стадии развитня женского гаметофита. Данные эти могут быть использованы для биологии цветения отдельных видов, а также для установления сроков гибридизации, в зависимости от той стадии, в которой будет находиться женский гаметофит изученных в настоящем исследовании видов.

Литература

[1] Александров В. Г., Анатомия растений, 1937.—[2] Ascherson-Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora, 6, Abt. 2, 1908.—[3] Балабаев Г. А., Желтые люцерны в Сибиря, Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия VII, № 1, 1934.—[4] Bentham G. et Hooker D., Genera plantarum London, 1862—1867.—[5] Guinard L., Recherches d'embryogénie végétale comparé. Legumineuses. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 6, tome XII, p. 5—166, pl. 1—8, Paris, 1881.—[6] Hegelmaier F., Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*, Bot. Zeitung, Nr. 9, 1880.—[7] Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 3, *Leguminosae*, von Taubert, 1894.—[8] Жадовскмй А. Е., Типы развития зародышевых мешков у покрытосеменных рвстений, Журн. Русск. бот. об-ва, т. 10, № 3—4, 1925.—[9] Жадовский А. Е., Некоторые черты в эмбриологии злаков, Бюлл. Московского о-ва испыт. природы, 1926.—[10] Jacobsson-Stiasny, Versuch einer histologisch-phylogenetischen Bearbeitung der *Papilionaceae*, Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Bd. CLXII, H. VII, Abt. I. 1913.—[11] Крылов, Флора западной Сибири, т. 7, 1938.—[12] Левитский Г. А., Цитологический метод в селекции, Теоретические основы селекции растений, т. 1, 1935.—[13] Модилевский Я., Об аномальных случаях развития зародышевого мешка у высших растений, Киев, 1910.—[14] Попов М. Г., Род *Cicer* и его виды, Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XXI, вып. 1. 1928.—[15] Poddubnaja-Arnoldi W. A., Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischen Fragen, Beitr. Bot. Zentralblatt, Bd. 48, Abt. II. 1931.—[16] Романенко В. В., Цитолого-эмбриологическое исследование некоторых бобовых кормовых растений, Журн. Ин-та ботаники АН УРСР, № 11 (18), 1937.—[17] Рыбин В. А., Цитологический метод в плодоводстве и огородничестве. Достижения и перспективы в области прикл. ботан., ген. и сел., Ленинград, 1929.—[18] Свешникова И. Н., Кариологический очерк рода *Vicia*, Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XVII, вып. 3, 1927.—[19] Свешникова И. Н., *Vicia sativa* L. и *V. Cracca* L. (к вопросу о значении кариотипа в систематике), Известия Сельхозакадемии им. Тимирязева, 1929.—[20] Сенянинова-Корчагина М. В., Кариологическое исследование вопроса о происхождении бобов, Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 1 1932.—[21] Scrobischewsky, Recherches sur l'embryogénie des *Papilionaceae*. St Pétersburg, 1884.—[22] Strasburger E., Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und die Embryogenie von *Lupinus*, Bot. Zeitung, Nr. 51, 1880.—[23] Souèges R. Recherches sur l'embryogénie des *Legumineuses*, Bull. Soc. Bot. France, sé 15, t. V, 1925.—[24] Snarf K., Embryologie der Angiospermen, Handbuch der Pflanzenanatomie, 1927—1929.—[25] Черноятов М., Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus*, Записки Киевского об-ва естествоиспытателей, 1915.—[26] Чехов В. П., Положение родов *Cicer* L., *Ononis* L. и *Abrus* L. в сем. *Leguminosae*, подсем. *Papilionatae*, Труды БИН АН СССР, т. II, 1936.—[27] Чехов В. П., Вишневская А. В., Маркова Л. Г., Введение в культуру дикорастущих бобовых, Труды Томского гос. ун-та, том 87, вып. 1, 1935.—[28] Чехов В. П., Маркова Л. Г., Итоги трехлетнего опыта введения в культуру дикорастущих бобовых, изд. Томской зональной станции, 1935.—[29] Чехов В. П., Материалы к кариосистематической монографии сем. *Leguminosae*, подсем. *Papilionatae*, 1936 (Рукопись).

Томский университет,
Кафедра генетики и селекции

L. G. MARKOVA

Contributions to the embryology of certain representatives of *Leguminosae*

Summary

1. An embryological study of individual representatives of *Leguminosae* enabled us to conclude about the character of development of single tribes and also to revise on an embryological basis the phylogenetic relationships within this family.

2. Either normal type of development of the embryonic sac or that of the *Adoxa* type is characteristic of the *Leguminosae* family as a whole.

3. Of particular interest are the shape, size and structure of the suspensor which frequently is the most characteristic feature within each tribe.

4. Tribe *Vicieae*. In these species development proceeds after the normal type. Extremely early degeneration of the antipods is characteristic. The suspensor is long, of nuclear structure, does not occur in any other tribe. As regards this character the *Vicieae* tribe occupies a singular place.

5. The genus *Cicer* is an exception of the *Vicieae* tribe as in the former the emoryonic sac develops after the *Adoxa* type and the suspensor is long and cellular, which is a marked distinction from all other genera of this tribe. The embryological analysis suggests that the genus *Cicer* should be identified as an independent tribe *Intermediae* and placed between the tribes *Trifolieae* and *Genisteae.*

6. The *Trifolieae* tribe is more variegated. The development follows both the above types. The suspensor varies chiefly in cell number and is mostly filiform.

7. Genus *Ononis* whose taxonomic position is discutable does not show any marked embryological peculiarities. Gams, Jacobsson-Stiasny and de Candolle have erroneously related it to the *Genisteae* tribe. A more detailed embryological analysis will possibly allow to identify it together with the genus *Cicer* as an independent tribe *Intermediae* which occupies an intermediate position between *Genisteae* and *Trifolieae.*

8. The tribe *Galegeae* has been comparatively little studied. The development proceeds after the normal type. The suspensor is long and cellular.

9. Within the tribe *Genisteae* there occur both the normal and the *Adoxa* type of development. This tribe is characterized by a long cellular suspensor varying in the number of cells (from 6 to 30 pairs) with an extremely loose structure so that it readily separates into individual cells. There are multinucleated spheres-balloons. This suspensor occurs in the genus *Lupinus*. Other representatives (*Cytisus laburnum*) have a spheroidal suspensor composed of large inflated cells,

10. Tribe *Phaseoleae*. Development after the normal type. The suspensor either very short composed of a few cells only (*Soja hispida*) or lang, cellular (*Phaseolus multiflorus*).

11. Tribe *Hedysareae* is characterized by the normal type of development, the suspensor is elongated. Exception — *Ornithopus sativa* in which the suspensor does not develop.

12. Tribe *Loteae* has been very little studied. Normal type of development and spheroidal suspensor.

13. Contrary to the opinion of the Candolle, Taubert and Ascherson and Graebner who regard the tribes *Vicieae* and *Phaseoleae* as closely

related ones, the embryological evidence suggests that these tribes are not akin.

14. Contrary to de Candolle, the kinship between the tribes *Vicieae* and *Hedysareae* through the genera *Cicer* and *Adesmia* is not confirmed by embryological evidence. The tribe *Vicieae* is quite a separate group markedly distinct in its embryological characters.

15. The tribe *Genisteae* can be divided, according to our embryological evidence, into two subtribes of which one includes the genus *Lupinus* of the subtribe *Lupineae*, and the other all the rest. The division of the tribe *Genisteae* into two groups has also been suggested by Jacobsson-Stiasny.

16. The tribe *Trifolieae* may be deduced from the *Genisteae*; upon a more detailed analysis the genus *Ononis* will probably prove an intermediate link between these tribes. The same opinion has been expressed by Jacobsson-Stiasny.

17. Of all the classifications of the *Leguminoseae* family referred to above the embryological data comply best of all with the scheme proposed by Jacobsson-Stiasny.

Е. И. УСТИНОВА

Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука (*Allium*)

(Получено 15.IV.1944)

Под научным руководством П. М. Жуковского было предпринято эмбриологическое исследование нескольких видов рода *Allium*, как нормальных, так и склонных к вивипарии, т. е. бульбообразованию.

Непосредственной целью исследования явилось выяснение причины стерильности вивипарных видов лука, что составляет практически важную задачу для советского овощеводства, поскольку большинство из них являются ценными пищевыми видами (*A. sativum*, *A. proliferum* и др.). Существование семенной стерильности у этих видов чрезвычайно суживает рамки генетико-селекционных работ с ними и затрудняет широкое использование их в практике советского овощеводства. В связи с этим детальный анализ спорогенеза и гаметогенеза у вивипарных видов представляет научный и практический интерес, так как он позволит судить о причинах стерильности последних, с одной стороны, и поможет наметить пути к преодолению таковой — с другой.

Следует упомянуть, что литература по эмбриологии вивипарных видов крайне бедна; имеются только три работы: краткое исследование Weber [15] и две работы Кравенко [3, 4].

Материал и метод

Методика эмбриологического исследования была обычной. Фиксации цветочных почек проводилась тремя способами: по Карнуа, Навашину и Модилевскому; окраска постоянных препаратов гематоксилином Гейденгайна и генциан-виолет; срезы продольные от 8 до 20 μ, в зависимости от фазы развития цветочных почек. Проращивание пыльцевых зерен происходило в 1% растворе агар-агара + 10—15% сахара; фиксация и окраска препаратов с проросшей пыльцой по методике Финна и Кострюковой [2, 3, 9, 10].

Материалом для исследования послужила коллекция различных видов лука, имеющаяся на интродукционном питомнике Кафедры ботаники Тимирязевской сельскохозяйственной Академии и насчитывающая свыше 60 видов рода *Allium*; нами исследовано восемь видов, взятых из разных секций, причем пять видов были вивипарными.

Анализ признаков вивипарии

Ботанико-морфологический анализ соцветий нормальных и вивипарных видов лука по трехгодичным наблюдениям (1939—1942) убедил нас в том, что, повидимому, нет твердой грани между нормальными и вивипарными видами, но существует бóльшая или меньшая склонность к вивипарии, являющейся одним из характерных признаков этого обширного рода. Поэтому типичные вивипарные виды должны рассматриваться как разновидности, обособившиеся в процессе экологического филогенеза. В связи с этим у луков существуют все переходы от соцветий, состоящих только из цветков (*A. decipiens*, *A. aflatunense* и др.) к соцветиям, состоящим из цветков и бульбочек (*A. senescens*, *A. oleraceum* и др.), причем крайним выражением являются типичные соцветия вивипарных видов. В свою очередь, в зависимости от склонности к бульбообразованию и семенной стерильности вивипарные виды нам удалось разделить на три группы.

В первую группу были отнесены два вида: *A. coeruleum* и *A. oleraceum*. В соцветиях этих видов число цветочных почек или равно или несколько меньше числа бульбочек; по сравнению с остальными вивипарными видами они в естественных условиях изредка дают ничтожное количество щуплых семян с низким процентом всхожести (семенная фертильность этих видов колеблется от 0.5 до 1.5%, в зависимости от условий года).

Во вторую группу отнесены виды с сильным преобладанием бульбочек в соцветиях, по сравнению с цветками, и никогда не дающие в естественных условиях семян — *A. carinatum* и *A. scorodoprasum*.

В третью группу отнесены виды, имеющие в зонтиках только бульбочки и в очень редких случаях одиночные цветки, не развивающие семян — *A. proliferum*.

С целью выяснения того, какой из способов размножения у вивипарных видов следует считат первоначальным — половой или вегетативный — и в каком отношении друг к другу стоят эти два способа размножения, иными словами, что закладывается раньше в соцветиях вивипарных видов — цветки или бульбочки,— был проведен гистологический анализ конусов нарастания молодых соцветий у *A. coeruleum*. Произведенный анализ подтвердил наше предположение о более раннем заложении цветочных почек по сравнению с бульбочками; на ранних стадиях развития цветочных почек зачатки бульбочек еще не видны; последние закладываются позднее в пазухах прицветников. В этом случае наши данные подтвердили результаты анализов Вебера [15] по анатомическому исследованию молодых соцветий у *A. scorodoprasum* и других вивипарных видов (*A. scorodoprasum*, *A. coeruleum*). Наше эмбриологическое исследование включает, во-первых, исследование нормальных видов, т. е. не склонных в какой-либо степени к спонтанному образованию бульбочек в соцветиях, и, во-вторых, исследование типичных вивипарных видов.

Первая часть эмбриологического анализа была проведена для трех видов: *A. aflatunense*, *A*, *schoenoprasum*, *A. deciplens*, вторая часть — на материале всех пяти вивипарных видов (в разрезе установленных нами трех групп). Как в том, так и в другом случае эмбриологическое исследование было начато с изучения микроспорогенеза и мужского гаметофита.

Эмбриологическое исследование нормальных видов

Исследование редукционного деления в материнских клетках пыльцы у нормальных видов убедило нас в том, что оно идет правильно, без каких-либо отклонений. Следует отметить при анализе различных стадий профазы у луков характерный переход от синапсиса к спиреме, когда происходит разматывание синаптического клубка, и из него выплетаются причудливые извитые петли хроматиновой нити; последняя в стадии спиремы имеет всегда хорошо выраженную четкообразную структуру, прекрасно видны хромомеры в виде бус. Интеркинез у луков обычно сопровождается образованием ясной стенки между дочерними ядрами, что является типичным для однодольных растений. Образующиеся тетрады пыльцы после происшедшего второго деления мейозиса распадаются не сразу, и эта стадия довольно продолжительна. К ней обычно бывают приурочены начало дегенерации выстилающего слоя пыльника (тапетума), с одной стороны, и дифференцировка субэпидермального слоя пыльника в фиброзный — с другой.

Вскоре после распадения тетрад на части, ядра молодых пыльцевых зерен приступают к делению. Следует отметить, что для безошибочного определения гаплоидного числа хромосом подсчет наиболее удобен в стадии метафазы деления первичного ядра пыльцевого зерна из-за их округлой формы, что особенно важно для луков, отличающихся, как известно на основании работ Levan, Кривенко и др. [3, 4, 11, 12, 13], длинными извитыми хромосомами, лежащими скученно.

Готовая пыльца луков имеет овальную форму и всегда двухклеточна, причем как плазма, так и ядра составляющих ее клеток — вегетативной и генеративной — резко различаются по своей структуре, а именно: плазма генеративной клетки настолько густая и крупнозернистая, что контуры ее ядра часто с трудом просвечиваются, генеративное ядро также очень плотное и всегда интенсивно красится гематоксилином. Форма генеративной клетки обычно линзовидна, с заостренными концами; клетка чаще лежит у нижнего края пыльцевого зерна, нежели в середине.

Как форма, так и величина пыльцевых зерен у различных видов лука мало изменчивы. Образование спермиев у луков происходит при прорастании пыльцы в пыльцевой трубке; с целью исследования спермагенезиса нами было проведено проращивание зрелой пыльцы на искусственных средах. Готовые спермии из всех исследованных нами видов были обнаружены только у *A. aflatunense*. Спермии имели вид клеток и лежали в нижней трети пыльцевой трубки близко друг к другу (рис. 1).

В данном случае подтвердилось положение Финна, Кострюковой и других исследователей этой школы о ясной клеточной структуре спермиев у многих покрытосеменных.

Переходим к краткому анализу мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка на материале указанных выше трех видов. Семяпочка у луков обращенная, состоит из мощного нуцеллуса с двумя интегументами, причем внешний обычно развит лучше внутреннего. Археспориальная клетка семяпочки закладывается в субэпидермальном слое нуцеллуса в момент редукционного деления в материнских клетках пыльцы, но приступает к делению позже вследствие резко выраженной протандрии в развитии генеративных органов в цветке лука. Она делится на две клетки, верхняя из которых — кроющая — быстро дегенерирует, а нижняя превращается в материнскую клетку мегаспор.

Исследуя подробно все стадии мейозиса в материнской клетке макроспор, мы пришли к заключению о правильности их прохождения. В результате первого деления мейозиса — редукционного — образуются, как известно, две макроспоры-

в каждой из которых происходит затем эквационное деление мейозиса без цитокинеза, благодаря чему они ставновятся двухъядерными. Затем верхняя мегаспора быстро разрушается, сохраняясь только на первых стадиях развития зародышевого мешка, нижняя же развивается дальше путем двух последовательных митотических делений в зародышевый мешок.

Таким образом, развитие зародышевого мешка у различных видов лука (*Allium*) согласно принятой современной классификации типов развития зародышевых мешков у *Angiospermae* по Schnarf [14], идет по типу *Scilla*. Отличительной особенностью этого типа развития от нормального типа является выпадение одного деления из пяти, считая от материнской клетки до яйцеклетки, в связи с чем второе деления мейозиса является одновременно и первым делением в образовании зародышевого мешка.

Величина зародышевого мешка у различных видов лука сильно варьирует в зависимости от размеров семяпочек, в именно, виды, имеющие крупные семяпочки, соответственно имеют и крупные зародышевые мешки (*A. fistulosum*, *A. odorum* и др.) и, наоборот, очень мелкие зародышевые мешки присущи видам *A. aflatunense*, *A. senescens* и др. Из отличительных характерных черт зародышевых мешков у различных видов лука, по сравнению с другими покрытосеменными, следует упомянуть об эфемерности двух, а иногда и всех трех антипод; яйцевой аппарат у луков обычно мощный, синергиды одинаковой формы или одна несколько больше другой.

При просмотре зрелых зародышевых мешков (*A. aflatunense*, *A. senescens*) нами наблюдались зародышевые мешки с обратной полярностью, хотя они довольно редки.

Исследование семяпочек цветков различных видов лука на поздних стадиях развития вскоре после опыления позволило подметить в развитии зародышевых мешков после оплодотворения характерную особенность, а именно: или развитие эндосперма опережает развитие зародыша (*A. aflatunense*), или наблюдается обратная картина в последовательности этих двух процессов, что мы имели у *A. decipiens*, где развитие зародыша на первых стадиях опережает развитие эндосперма. Следует упомянуть, что первый тип развития зародышевого мешка после оплодотворение у луков встречается чаще.



Рис. 1. Спермии — клетки в пыльцевой трубке у *A. aflatunense* (увелич. ×1000)

Эмбриологическое исследование вивипарных видов лука

Мейозис в материнских клетках пыльцы у вивипарных (бульбочных) луков наступал, так же как и у нормальных, вскоре после их дифференцировки. Из всех просмотренных нами стадий редукционного деления чаще всего отклонения наблюдались в анафазе при распределении расщепившихся бивалентов, вследствие задержки

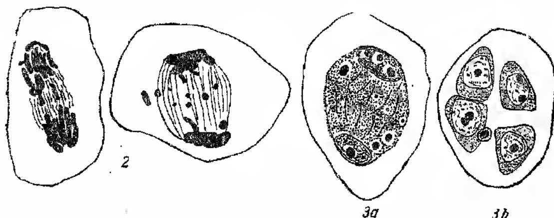


Рис. 2. Анафаза и телофаза первого деления мейозиса в материнских клетках пыльцы у *A. coeruleum* (увелич. ×600)

Рис. 3. Интеркинез у *A. coeruleum* (рис. 3a) и тетрада пыльцы у *A. oleraceum* (рис. 3b) (увелич. ×600)

некоторых хромозом на экваторе веретена; наблюдалось также выпадение отдельных хромозом в плазму в стадии поздней анафазы, в интеркинезе, благодаря чему довольно часты случаи появления микронуклеусов. В результате, наряду с правильными тетрадами пыльцы, очень часты в поле зрения тетрады с микронуклеусами (рис. 2 и 3).

Подобные отклонения вызывали образование неоднородной стерильной пыльцы. Следует упомянуть, что описанные неправильности в прохождении мейозиса

в материнских клетках пыльцы наблюдались сравнительно реже у видов первой группы (*A. coeruleum, A. oleraceum*), нежели у всех остальных. У *A. proliferum*, например, наряду с указанными нарушениями в течении мейозиса, были констатированы частые случаи асинхронности редукционного деления, влекущие за собой разновозрастность пыльцы в пределах одного пыльцевого гнезда. Готовая пыльца у вивипарных луков также двухклеточна. Наряду с нормальной пыльцей, в пыльниках имелась карликовая, пустая пыльца и пыльца с явными признаками дегенерации. В некоторых случаях вся полость пыльцевого мешка была заполнена дегенерирующими пыльцевыми зернами, что было обычным явлением у *A. carinatum* (рис. 4). Величина пыльцевых зерен в большинстве случаев сильно варьировала, особенно у видов второй группы (*A. carinatum, A. scorodoprasum*). Следует обратить внимание на наличие гигантских пыльцевых зерен у *A. scorodoprasum* (рис. 5). Анализ пыльцевых зерен в ацето-кармине позволил выявить процент стерильной пыльцы. Как видно из табл. 1, он довольно высок, особенно у видов второй и третьей групп.

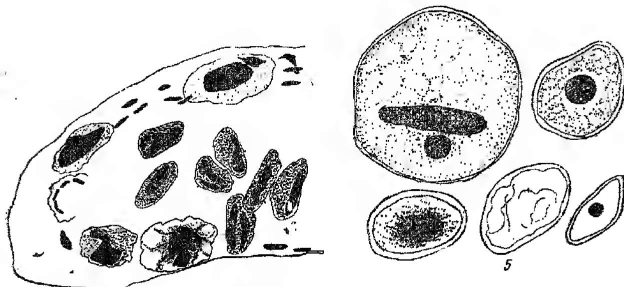


Рис. 4. Часть пыльника с дегенерирующими молодыми пыльцевыми зернами у *A. carinatum* (увелич. ×280)

Рис. 5. Пыльца у *A. scorodoprasum* (увелич. ×600)

ТАБЛИЦА 1

Название вида	Число исследованных пыльцевых зерен	Из них: хорошая пыльца	Из них: стерильная пыльца	% стерильной пыльцы
A. oleraceum	100	59	41	41.0
A. coeruleum	100	72	28	28.0
A. scorodoprasum	100	54	46	46.0
A. carinatum	100	49	51	51.0
A. proliferum	100	43	57	57.0

Проращивание пыльцы на искусственных средах указывало в большинстве случаев на чрезвычайно слабое прорастание, благодаря высокой степени стерильности; у некоторых видов (*A. carinatum, A. proliferum*) пыльца совсем не прорастала. Единичные пыльцевые трубки имели часто ненормальный вид, длина их сильно варьировала от коротких и толстых до тонких извитых, имеющих часто на концах булавовидные вздутия. Таким образом, суммируя результаты по исследованию мужского гаметофита у вивипарных видов лука, мы пришли к убеждению, что последний имеет сравнительно слабую жизнеспособность.

Прежде чем остановиться на всех отклонениях в течении мейозиса в материнской клетке мегаспор у вивипарных видов, следует упомянуть о явлении ранней дегенерации последней еще до мейозиса, вскоре после ее дифференцировки, что наблюдалось нами у *A. coeruleum*. Если у первой группы бульбочных луков в ряде случаев редукционное деление проходило без резких отклонений от нормы, а именно, число унивалентов было сравнительно небольшим (от 2 до 4), случаи задержки расщепившихся хромозом в стадии анафазы наблюдались реже, то у видов второй группы оно обычно сопровождалось сильными нарушениями (рис. 6 и 7),

что вызывало неправильное распределение хроматина между дочерними ядрами и образование стерильных гамет.

У всех вивипарных луков, несмотря на наблюдаемые отклонения, макроспорогенез идет до конца, после чего образуется восьмиядерный зародышевый мешок; при этом случаи ранней дегенерации последнего довольно часты. В конечном итоге в открытых цветках, наряду с морфологически нормальными зародышевыми мешками, чаще встречались дегенерирующие зародышевые мешки, пустые полости

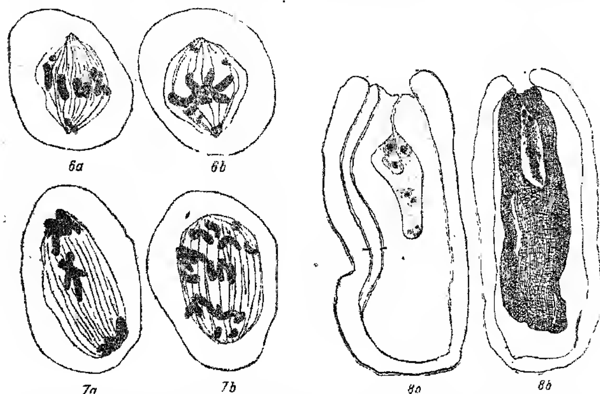


Рис. 6. Метафаза первого деления мейозиса в материнской клетке макроспор у *A. coeruleum* (рис. 6a) и у *A. carinatum* (рис. 6b) (увелич. ×600)
Рис. 7. Анафаза первого деления мейозиса в материнской клетке макроспор у *A. coeruleum* (рис. 7a) и у *A. carinatum* (рис. 7b) (увелич. ×600)
Рис. 8. Общий вид семяпочек у *A. aflatunense* (рис. 8a) и у *A. oleraceum* и *A. carinatum* (рис. 8b) (увелич. ×100)

зародышевых мешков или последние были заполнены темным сгустком у микропиллярного конца.

Табл. 2 дает наглядное представление о степени дегенерации зародышевых мешков у трех видов. Как видно, во всех случаях дегенерация достигает значительной величины, особенно у вида *A. scorodoprasum* (66.7%). Следует отметить, что особенно резко явления ранней дегенерации были выражены в нежизнеспособных семяпочках, одна из которых представлена на рис. 8. Число таких нежизнеспособных семяпочек в нашем материале не превышало 10—15% от числа всех просмотренных; особенно часто такие семяпочки встречались в фиксированном материале *A. oleraceum*, *A. carinatum*. Только у одного *A. oleraceum* из числа вивипарных луков был обнаружен в двух случаях развивающийся двухклеточный зародыш при просмотре поздних стадий развития завязей; в данном случае развитие оплодотворенного зародышевого мешка шло по типу *A. decipiens*, описанному нами выше, т. е. развитие оплодотворенной яйцеклетки опережало развитие эндосперма.

ТАБЛИЦА 2

Название вида	Число просмотренных зародышевых мешков	Из них (в %)				Общий % дегенераций зародышевого мешка
		нормальных	со следами дегенерации	полностью разрушенных	пустых	
A. coeruleum	50	48.0	32.0	8.0	12.0	52.0
A. scorodoprasum . .	36	33.3	50.0	11.1	5.6	66.7
A. proliferum . . .	39	36.5	58.6	4.9	—	66.5

Опыты по преодолеванию стерильности у вивипарных видов

Из предыдущего изложения ясно, что все описанные нарушения течения мейозиса при спорогенезе у вивипарных видов, влекущие за собой образование стерильных гамет, несомненно связаны в какой-то степени с наличием вивипарии у этих видов, губительно влияющей на развитие репродуктивных органов.

С целью разработки приемов, в той или иной мере способствующих преодолению стерильности у вивипарных видов, нами была поставлена серия различных опытов рекогносцировочного характера, как то: опыты по фотопериодизму, выращиванию подопытных растений на «тощем агрофоне», посадкам луковиц в различных географических районах; наконец, были применены различные приемы по удалению бульбочек из соцветий. Суммируя данные этих первых предварительных опытов, мы вынуждены констатировать в большинстве случаев отсутствие положительных результатов, за исключением опытов по удалению бульбочек. Например, при развитии растений на укороченном световом дне (8—9 час.) наблюдалось явное угнетение всего растения в целом. Исключением являлся один вид — дунганский чеснок (*A. sativum*), растения которого, будучи на укороченном дне, развивались вполне нормально; число образующихся бульбочек в соцветиях было меньше обычного в 1,5—2 раза. Как известно, развитие репродуктивных органов у растений требует интенсивного притока продуктов ассимиляции, главным образом углеводов. При недостатке же притока питательных веществ в репродуктивные органы, когда в соцветиях вивипарных видов бульбочки перехватывают у цветочных почек эти вещества, на первый план выступают процессы распада, обусловливающие в конечном итоге редукцию цветков.

Решающим моментом в данном случае является разновременность в заложении цветочных почек и бульбочек, ибо чем больше промежуток времени между этими процессами, тем больше шансов для нормального развития цветков и наоборот. В свете этого предположения своевременное удаление бульбочек из соцветий, особенно у видов, обладающих ясной разновременностью в заложении цветочных почек и бульбочек, является наиболее надежной мерой.

Опыты, проведенные в этом направлении в 1940–1941 гг., подтвердили высказанное предположение. В 1940 г. удаление бульбочек было проведено за 10—15 дней до цветения у трех видов лука (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Название вида	Число подопытных цветков	Число развившихся завязей	Число семян в них	% фертильных от числа всех цветков	Число проросших семян	% всхожести семян
A. coeruleum	345	25	35	7.3	10	29.6
A. oleraceum	320	40	149	12.5	93	62.4
A. scorodoprasum	141	10	10	7.1	2	20.0

Как видно из табл. 3, процент фертильности у всех видов в соцветиях с удаленными бульбочками довольно высок, особенно *A. oleraceum* (12.5%), но все же он сопряжен с большим процентом щуплости семян, вследствие чего всхожесть последних была пониженной. Полученные сеянцы были пересажены в ботанический сад ТСХА и в настоящее время вегетируют.

В 1941 г. было проведено более дифференцированное удаление бульбочек из соцветий у четырех видов по следующим вариантам: 1) удаление вскоре после их образования, 2) перед раскрытием обертки соцветия, 3) вскоре после раскрытия и отгиба обертки соцветия, примерно за 5—7 дней до начала цветения, 4) в момент цветения. Данные этих опытов суммированы в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Название вида	Число цветков по вариантам опыта				Число семян по вариантам опыта				% фертильности по вариантам				Общий % фертильности для вида
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	
A. oleraceum . . .	150	158	166	170	48	49	32	28	32.0	32.0	19.4	16.5	24.7
A. coeruleum . . .	308	295	320	307	36	31	26	26	11.6	13.8	8.1	8.5	10.5
A. scorodoprasum .	76	71	69	62	10	9	6	5	13.1	12.6	8.7	8.1	10.6
A. carinatum . . .	20	27	35	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Табл. 4. показывает, что лучшие результаты получились при первом и втором вариантах, ибо число полученных семян было выше по сравнению с другими.

Таким образом, эти данные подтверждают, что более раннее удаление бульбочек способствует в значительной степени повышению фертильности вивипарных видов.

Как и следовало ожидать, эти опыты удались у видов, не имеющих резкого нарушения в процессах мейозиса, чего нельзя сказать про *A. carinatum*. На основе всего изложенного можно предположить наличие прогрессирующего антагонизма в соцветиях вивипарных видов между развивающимися цветками и бульбочками, т. е. антагонизма между первоначальным способом размножения — половым и возникшим в процессе филогенеза рода *Allium* — вегетативным. В некоторых случаях борьба между двумя способами размножения принимает особенно наглядные формы у вивипарных видов второй и третьей групп и в конечном итоге приводит к подавлению полового воспроизведения.

Выводы

1. Изучение спорогенеза у нормальных видов луков показало, что как микро- так и мегаспорогенез протекают нормально, без каких-либо отклонений.

2. Готовая пыльца у луков всегда двухклеточна. Деление ядра генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке. Спермии у лука — клетки.

3. Развитие зародышевого мешка у луков идет по типу *Scilla*.

4. В развитии зародышевого мешка после оплодотворения отмечена характерная особенность: или развитие эндосперма опережает развитие зародыша или, наоборот,— развитие зародыша опережает развитие эндосперма.

5. Исследование спорогенеза у вивипарных видов лука выявило частичные нарушения в прохождении мейозиса как при микро-, так и при мегаспорогенезе, обусловливающие в дальнейшем значительную степень стерильности этих видов.

6. Дальнейшие исследования позволили выяснить, что стерильность вивипарвых видов обусловливается наличием бульбочек в соцветиях, вызывающих цитологические аномалии в прохождении мейозиса при спорогенезе.

7. В связи с этим для повышения фертильности у вивипарных видов следует рекомендовать возможно раннее удаление бульбочек из соцветий, что гарантирует в известной мере получение семян у некоторых из них (*A. coeruleum, A. oleraceum, A. sativum*).

8. Селекционно-семеноводческая работа с видами, склонными к бульбообразованию, должна вестись как по линии отбора наиболее фертильных в семенном отношении форм, так и по линии скрещивания последних с близкими родственными видами, с целью получения хозяйственно-ценных плодовитых гибридов.

Литература

[1] Бенецкая, Наблюдения in vivo над мужским гаметофитом в пыльцевых трубках, Ботанический журнал СССР, стр. 273, 1939.— [2] Кострюкова, Существуют ли бесплазменные спермии у высших растений, Яровизация, № 5—6, 1939.— [3] Кривенко А. А., Цитологическое исследование чеснока, Биологический журнал, т. VII, № 1, 1938.— [4] Кривенко А. А., Кариологическое исследование репчатого лука, Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия II, № 8, 1935.— [5] Модилевский, Я. С. Эмбриология *A. odorum*, Вестник Киевск. бот. сада, вып. XII—XIII, 1931.— [6] Модилевский Я. С. Дальнейшие наблюдения над эмбриологией и цитологией видов *Allium*, Вестник Киевск. бот. сада, вып. VII—VIII, 1928.— [7] Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных, Изв. Асс. научн. ин-тов МГУ, т. III, № 1-А, 1930.— [8] Финн В. В. Спермии — клетки у покрытосеменных, Ботанический журнал СССР, т. XXV, № 2, 1940— [9] Финн В. В. Мужские гаметы у покрытосеменных растений, ДАН, т. XXX, № 5, 1941.— [10] Финн В. В. Об оплодотворяющих элементах и половом процессе у покрытосеменных, Яровизация, № 2 (35), 1941.— [11] Levan, Cytological studies in *Allium*, Hereditas, XIII, 1932; XVII, 1933; XX, 1935.— [12] Katayama, Cytological studies in *Allium*, Hereditas, XXII, 1936.— [13] Mensinkai, Cytogenetic studies in Genus *Allium*, Journ. of Genetics, v. 39, No. 1, 1939.— [14] Schnarf, Contemporary Understanding of Embryosac development among Angiosperms, Botanical Review, No. 12, 1936.— [15] Weber, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über die Gattung *Allium*, Bot. Arch., V. 23, 1929.

E. I. USTINOVA

A comparative-embryological study of normal and viviparous onion species (*Allium*)

Summary

1. The study of sporogenesis in normal species *Allium* showed that both micro-and megasporogenesis do not show any deviations from the norm.

2. The mature pollen in the onions is always bicellular. The division of the nucleus of the generative cell occurs within the pollen tube. The sperms of the onion are cells.

3. The development of the embryonic sac in the onions follows the *Scilla*-type.

4. The following peculiarities have been noted in the development of the embryonic sac after fertilization: the development of the endosperm is either in advance of the development of the embryo or lags behing it.

5. The study of sporogenesis in the viviparous species of onion revealed some partial disturbances in the course of the meiosis both in micro- and megasporogenesis which are largely responsible for the sterility of these species.

6. Further enquiry showed that sterility of the viviparous species is due to the presence of bulbs on the inflorescentia which cause cytological anomalies in the meiosis during sporogenesis.

7. Therefore, to increase the fertility of the viviparous species it is recommended to remove as early as possible the bulbs of the inflorescentia; this ensures to a certain degree the production of seeds by some species *(A. coeruleum, A. oleraceum, A. sativum).*

8. Selection work with the species apt to bulb-formation should include both the selection of forms most fertile with regard to seeds as well as crossing the latter with closely related species in order to obtain economically valuable fertile bybrids.

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Подп. к печати 27/VIII 1944 г. Объем 6 печ. л. 9 уч.-изд. л.
А11627 Тираж 1400 экз. Заказ 1011 Цена 6 руб.

18-я типография треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Москва, Шубинский, 10.